АКАДЕМИЯ НАУК СССР

COMMONWEALTH INST. ENTOMOLOGY LIBRARY
8 JUN 1949
SERIAL Ell. 447
SEPARATE

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII, вып. 5

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1948

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

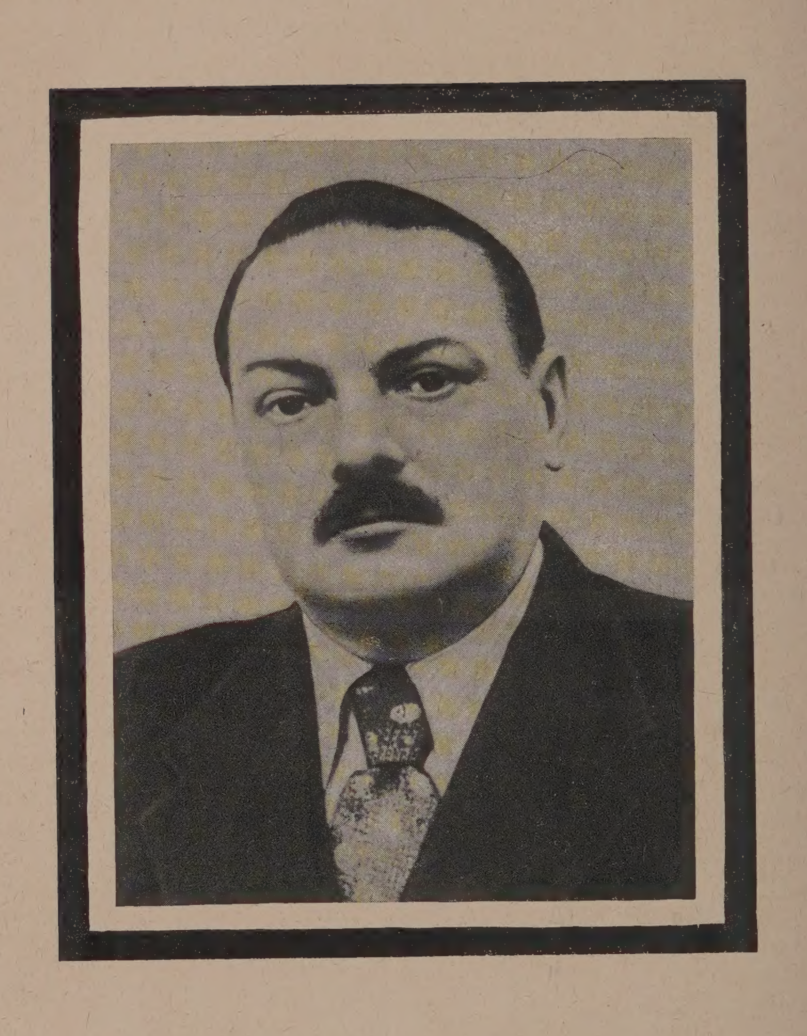
РЕДАКЦИЯ

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ (редактор), Б. С. МАТВЕЕВ (зам. редактора), Л. Б. ЛЕВИНСОН (секретарь), В. В. АЛПАТОВ, акад. Л. С. БЕРГ, чл.-корр. В. А. ДОГЕЛЬ, В. И. ЖАДИН, А. А. ЗАХВАТКИН, Г. В. НИКОЛЬСКИЙ, С. И. ОГНЕВ, | А. Я. ТУГАРИНОВ |, А. Н. ФОРМОЗОВ

ТОМ XXVII | 1948 сентябрь — октябрь | ВЫПУСК 5

Адрес редакции:

Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина государственного университета им. М. В. Ломоносова редакция Зоологического журнала



ОТ ЦЕНТРАЛЬНОГО КОМИТЕТА ВСЕСОЮЗНОЙ КОММУНИСТИЧЕСКОЙ ПАРТИИ (большевиков) И СОВЕТА МИНИСТРОВ СОЮЗА ССР

Центральный Комитет Всесоюзной Коммунистической партии (большевиков) и Совет Министров Союза ССР с великим прискорбием извещают партию и всех трудящихся Советского Союза, что 31 августа в 3 часа 55 минут дня после тяжелой болезни скончался выдающийся деятель нашей партии и Советского государства, член Политбюро ЦК ВКП(б), секретарь ЦК ВКП(б), депутат Верховного Совета СССР, генерал-полковник товарищ АНДРЕЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ ЖДАНОВ.

Смерть товарища А. А. ЖДАНОВА, верного сына партии Ленина — Сталина, посвятившего всю свою жизнь служению великому делу коммунизма, является тягчайшей утратой для партии и всего советского народа.

В лице товарища ЖДАНОВА партия лишилась выдающегося марксистского теоретика, талантливейшего пропагандиста великих идей Ленина — Сталина, одного из виднейших строителей партии и Советского государства.

Верный ученик и соратник великого Сталина товарищ ЖДАНОВ своей кипучей деятельностью на благо советского отечества, своей беззаветной преданностью делу партии Ленина — Сталина снискал горячую любовь партии и всех трудящихся нашей Родины.

Жизнь товарища АНДРЕЯ АЛЕКСАНДРОВИЧА ЖДАНОВА, отдавшего всю свою пламенную энергию делу строительства коммунизма, будет служить примером для трудящихся нашей великой Советской Родины.

ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КОМИТЕТ ВСЕСОЮЗНОЙ КОММУНИСТИЧЕСКОЙ ПАРТИИ (большевиков)

СОВЕТ МИНИСТРОВ СОЮЗА ССР

АНДРЕЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ ЖДАНОВ

31 августа после тяжелой болезни скончался один из выдающихся строителей и деятелей коммунистической партии и Советского государства, член Политбюро ЦК ВКП(б), секретарь ЦК ВКП(б), депутат Верховного Совета СССР, генерал-полковник товарищ Андрей Александрович ЖДАНОВ.

Андрей Александрович ЖДАНОВ родился 26 (14) февраля 1896 года в гор. Мариуполе в семье инспектора народных училищ. Шестнадцатилетним юношей (в 1912 году) А. А. ЖДАНОВ после переезда его отца в Тверь вступает в революционное движение, принимает участие в социал-демократических кружках учащейся молодежи гор. Твери (ныне гор. Калинина).

В ряды большевистской партии А. А. ЖДАНОВ вступает в 1915 году. Он ведет активную партийную работу в рабочем районе гор. Твери. Товарищ ЖДАНОВ вскоре становится партийным работником. В период первой мировой войны, будучи мобилизованным в армию, он ведет большевистскую пропаганду среди солдат, принимает участие в подготовке и проведении Великой Октябрьской социалистической революции на Урале. В годы гражданской войны товарищ ЖДАНОВ занимается политическим просвещением в частях Красной Армии, ведет партийную и советскую работу на Урале и в Твери. С 1922 года тов. ЖДАНОВ председатель Тверского губисполкома. В 1924—1934 гг. он на руководящей партийной работе в Горьковском крае: секретарь Горьковского губкома, секретарь Горьковского крайкома ВКП(б).

На XIV съезде ВКП(б) А. А. ЖДАНОВ избирается кандидатом в члены ЦК ВКП(б), на XVI съезде членом ЦК ВКП(б), а после XVII съезда он избирается секретарем ЦК ВКП(б), кандидатом в члены Политбюро ЦК ВКП(б).

Товарищ ЖДАНОВ ведет большую партийную и государственную работу. Он уделяет много внимания вопросам идеологии и марксистско-ленинской теории. Его выступление на первом съезде Союза Советских писателей наметило важнейшие задачи в развитии советской литературы.

В декабре 1934 года, после злодейского убийства С. М. Кирова, партия посылает товарища А. А. ЖДАНОВА на работу в ленинградскую партийную организацию, которую он возглавляет в период с 1934 по 1944 год включительно.

Выполняя волю партии, А. А. ЖДАНОВ со свойственной ему большевистской страстностью воодушевляет и мобилизует ленинградскую партийную организацию на разгром и выкорчевывание троцкистско-зиновьевских двурушников и предателей, еще теснее сплачивает ленинградских большевиков вокруг ЦК ВКП(б) и товарища Сталина.

Накануне XVIII съезда ЦК ВКП(б) поручает тов. А. А. ЖДАНОВУ руководство агитационно-пропагандистской работой партии. Он выступает также на XVIII съезде партии с докладом по вопросам партийно-

го строительства. Любое поручение партии А. А. ЖДАНОВ выполнял, отдаваясь ему всей душой. После XVIII съезда партии т. ЖДАНОВ избирается членом Политбюро ЦК ВКП(б).

В годы Великой Отечественной войны партия и правительство поручают товарищу А. А. ЖДАНОВУ организацию дела обороны Ленинграда. Осуществляя указания ЦК ВКП(б) и товарища Сталина, ленинградские большевики, возглавляемые товарищем ЖДАНОВЫМ, явились душой героической обороны города Ленина. За работу на Ленинградском фронте тов. ЖДАНОВУ присваивается сначала звание генерал-лейтенанта, а потом звание генерал-полковника.

За свою выдающуюся партийную и военную работу т. ЖДАНОВ был награжден двумя орденами Ленина, орденом «Красное Знамя», орденом Суворова I степени, орденом Кутузова I степени, орденом Трудового Красного Знамени.

После победы в Великой Отечественной войне, когда партия и народ перешли к мирному строительству, видное место в жизни партии и страны заняли вопросы идеологической работы. Являясь выдающимся марксистским теоретиком и талантливейшим пропагандистом великих идей Ленина — Сталина, товарищ ЖДАНОВ выступает с рядом блестящих докладов по вопросам литературы, искусства, философии, по вопросам международного положения.

А. А. ЖДАНОВ находился в первых рядах руководящих деятелей международного рабочего движения. Его выступления широко известны трудящимся всех стран.

Верный ученик и соратник великого Сталина товарищ ЖДАНОВ с пламенной энергией боролся за дело коммунизма, никогда не щадил своих сил и здоровья. Его кипучая жизнь и деятельность — пример самоотверженного служения партии и народу. Горячую любовь партии и всех трудящихся он заслужил своей беззаветной преданностью великому делу Ленина — Сталина, своей глубокой принципиальностью, не допускающей какое-либо отклонение от генеральной линии партии.

Прощай, наш дорогой друг и боевой товарищ!

А. АНДРЕЕВ
Л. БЕРИЯ
Н. БУЛГАНИН
Н. ВОЗНЕСЕНСКИЙ
К. ВОРОШИЛОВ
Л. КАГАНОВИЧ
А. КОСЫГИН
А. КУЗНЕЦОВ
Г. МАЛЕНКОВ
А. МИКОЯН
В. МОЛОТОВ
П. ПОНОМАРЕНКО
Г. ПОПОВ
И. СТАЛИН
М. СУСЛОВ
Н. ХРУЩЕВ
Н. ШВЕРНИК
М. ШКИРЯТОВ

ЦЕНТРАЛЬНОМУ КОМИТЕТУ ВСЕСОЮЗНОЙ КОММУНИСТИЧЕСКОЙ ПАРТИИ (большевиков)

Президиум Академии Наук Союза Советских Социалистических Республик выражает глубочайшую скорбь по поводу безвременной смерти выдающегося деятеля партии и Советского государства, крупнейшего марксистского теоретика, талантливейшего пропагандиста великих идей Ленина — Сталина, верного ученика и ближайшего соратника великого Сталина,— Андрея Александровича Жданова.

Помимо большой государственной и политической деятельности Андрея Александровича Жданова, его блестящие, большого научного обобщения доклады по вопросам философии, литературы и искусства вошли золотой страницей в историю нашей советской научной мысли и будут служить для наших ученых повседневным руководством в применении ленинско-сталинского анализа в их научной деятельности.

Нет больше среди нас дорогого Андрея Александровича Жданова, пламенного борца за коммунизм, но память о нем всегда будет жить среди нас и вдохновлять на завершение построения коммунистического общества в нашей стране, во имя чего жил и боролся Андрей Александрович Жданов.

ПРЕЗИДИУМ АКАДЕМИИ НАУК СССР

ДРУГ НАУКИ

Весть о смерти ближайшего соратника великого Сталина — товарища Андрея Александровича Жданова глубоко потрясла советский народ. Она потрясет все передовое человечество, понимающее смысл громадного дела, совершаемого коммунистической партией и всей советской страной.

В лице Андрея Александровича Жданова ушел из жизни один из самых замечательных коммунистов. Вождь ленинградских рабочих и трудовой интеллигенции, Андрей Александрович Жданов много лет твердой рукой продолжал дело Сергея Мироновича Кирова по созданию нового города Ленина, а в годы тягчайших испытаний в кольце фашистской блокады вдохновлял героический город на победы.

Советская интеллигенция и весь передовой культурный мир потеряли со смертью Андрея Александровича замечательного теоретика новой советской культуры, давшего блестящие примеры широчайших обобщений по вопросам советской философии, литературы, музыки. Поразительные по своей остроте, сосредоточенности и меткости выступления А. А. Жданова по вопросам культуры навсегда останутся для нас руководящими.

Глубокую скорбь вызывает весть о смерти Андрея Александровича Жданова у советских ученых. С удивительной ясностью и отчетливостью Андрей Александрович понимал дух советской науки в целом и ее особенности в отдельных отраслях. По всем важнейшим принципиальным вопросам существа и организации науки наши ученые и научные учреждения получали у Андрея Александровича Жданова указания, советы и тончайшие замечания, попадавшие всегда в самую суть вопроса. От нас ушел выдающийся друг науки.

Долг наш, советских ученых, старых и молодых,— навсегда сохранить в своей памяти светлый образ Андрея Александровича Жданова. Мы построим ту культуру и ту науку, которую ждет от нас советский народ и к которой нас призывает товарищ Сталин.

Академик С. ВАВИЛОВ,
Президент Академии Наук СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 5

ПРАВИЛО БЕРГМАНА В ГЕОГРАФИЧЕСКОМ ИЗМЕНЕНИИ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

Н. Н. КОЛЕСНИК

Всесоюзный научно-исследовательский институт животноводства

Введение

Изучение формообразовательных процессов у животных и растений тесно связано с выяснением географических закономерностей изменения организмов в разных условиях среды. Накопленный в этом отношении материал позволяет правильно понимать некоторые особенности приспособительной дифференциации популяций, протекающей под влиянием внешних условий и под контролем естественного отбора в разных природных условиях тех или иных ландшафтных зон.

Многие из географических закономерностей по изменению признаков у животных известны уже с давних пор. Еще задолго до обоснования эволюционной теории было известно, например, что у млекопитающих холодного климата жировой и шерстный покровы лучше развиты, чем в теплых странах. В начале XIX в. была подмечена известная правильность изменений интенсивности пигментации у птиц и млекопитающих в зависимости от изменения температуры и влажности климата. Несколько позже, а именно в 1847 г., К. Бергман опубликовал свои наблюдения и соображения относительно укрупнения размеров тела гомойотермных животных в направлении понижения температуры с юга на север. В 70-х годах прошлого столетия Д. Аллен, подтвердив правильность установленных Глогером и Бергманом закономерностей, показал, что в направлении к южным теплым районам наблюдается относительное увеличение конечностей и структурных придатков тела. Много фактов и их объяснений по географическому изменению признаков у животных и растений приводит Дарвин в своих известных классических работах. В последние годы появился ряд сводок и обобщений (Чэпман, Chapman [11], Дементьев [3], Гессе, Hesse [13], Кашкаров [4] и др.), специально посвященных анализу экологической обусловленности и эволюционной значимости наблюдаемых фактов по географии животных.

Однако все эти работы по экологии и зоогеографии выполнялись только на примере свободно живущих форм диких животных; к ним же относились и установленные закономерности. Домашние животные в этом отношении почти совсем не изучались, так как их нередко рассматривали как определенное исключение в зоогеографических закономерностях, обусловленное хозяйственным своеобразием их разведения и содержания. Так, например, в отношении правила Бергмана, которое нас интересует в данной работе, Беттихер (Boetticher [10]), подтверждая в общем данную закономерность, специально отмечает все же, что она не относится к домашним животным, расселение которых связано не с естественной миграцией, а с искусственной акклиматизацией. На

самом деле, как будет видно из дальнейшего изложения, это не так. Суть дела заключается не только в том, что домашние животные находятся в особых условиях существования и потому представляют исключение из правила Бергмана, а в том, что само правило нуждается в некоторых методических коррективах.

Согласно правилу К. Бергмана, величина тела теплокровных животных в северном полушарии уменьшается по направлению к югу и возрастает к северу, а в южном полушарии — наоборот. К такому заключению К. Бергман пришел не на основании специального изучения географического распространения животных, а в результате анализа сущности теплокровности. Его интересовал механизм терморегуляции у животных с постоянной температурой тела, которых он называет гомойотермными, в отличие от животных с переменной температурой тела, или пойкилотермных.

Терморегуляция у гомойотермных животных, как это подчеркивал К. Бергман, осуществляется разными средствами; среди них он особо важное значение придавал соотношению поверхности и объема тела, как определенному соотношению наиболее общих показателей теплоотдачи и теплообразования. Учитывая то обстоятельство, что по физическим законам крупные тела имеют относительно меньшую поверхность, чем малые тела, К. Бергман допускал, что в северных холодных районах климатические условия будут более благоприятными для животных, имеющих крупные размеры тела, а в теплых южных районах — наоборот.

Накопленные в дальнейшем материалы по географическому распределению животных в общих чертах подтверждают правильность тех соображений, которые высказал в свое время К. Бергман. Но наряду с этим были отмечены также и многочисленные исключения, которые давали повод к иным толкованиям причинной обусловленности обсуждаемой закономерности. Так, например, Д. Аллен, отмечавший факты укрупнения размеров тела животных не только по направлению к северу, но и по направлению к югу, разный характер географических тенденций объясняет различием очагов происхождения тех или иных групп животных. Если центр происхождения находится в южных районах, наблюдается уменьшение размеров тела по направлению к северу, а если в северных, то — к югу. Гессе [12] считает, что увеличение размеров тела животных в условиях низкой температуры является следствием некоторой задержки полового созревания, влекущей за собой удлинение общего периода роста животных. Некоторые авторы (Бишоп, Bisshop [9], Аштон, Ashton [7] и др.) объясняют географические различия абсолютных размеров тела главным образом влиянием кормовых факторов и, в частности, солевого режима. Все эти и ряд других соображений безусловно имеют свои основания и совершенно ясно показывают крайне сложную обусловленность данного явления.

Учитывая это обстоятельство, необходимо все же заметить, что не все факторы, создающие известную правильность географического изменения животных, имеют одинаковое значение во всех случаях. Некоторые из них имеют более частное, другие более общее влияние. Для гомойотермных животных, например, наиболее существенным, видимо, является механизм терморегуляции, который, пока в самой общей форме, можно представить как соотношение поверхности и объема тела. Однако измерять это соотношение по аналогии с физическими законами только показателями абсолютных размеров тела животных и к тому же по одиночным линейным промерам — далеко не достаточно. Лучшие результаты в этом отношении, оказывается, дают показатели типов телосложения животных по степени эйрисомности габитуса.

Изучение домашних животных Азиатской части СССР и Монголии показало нам, что распределение местных пород ряда видов, беспоря-

дочное в отношении абсолютных размеров тела, подчиняется определенной географической закономерности в отношении типов телосложения. В южных районах с теплым (пустынным и полупустынным) климатом сосредоточены преимущественно такие породы, которые имеют лептосомный габитус животных, а в северных и горных — эйрисомный. Эколого-географическая локализация отдельных видов домашних животных, особенно таких сравнительно мало распространенных, как яки, верблюды, ослы и буйволы,— в общих чертах подчиняется той же закономерности, которая наблюдается и в отношении пород в пределах широко распространенных видов. Это обстоятельство заслуживает известного внимания, так как оно подчеркивает единство приспособительных процессов в эволюции животных разных систематических категорий. Кроме того, эти данные, кратко изложенные в статье, показывают также, что формообразовательные процессы у домашних животных определяются не только хозяйственно-зоотехническими мероприятиями, которые безусловно имеют ведущее значение в этом отношении, но и природными, в частности климатическими, факторами.

Материал и метод его обработки

Выяснение географических закономерностей в изменении домашних животных по абсолютным размерам тела и типам телосложения выполнено в предлагаемой работе на основе данных по экстерьерной характеристике местных пород Азиатской части СССР и Монголии. Эти данные получены мною в результате непосредственного изучения местного животноводства путем экспедиционных обследований, организованных Академией Наук СССР, которые проводились в течение многих лет, начиная с 1926 г. Дополнительно, кроме того, были использованы также опубликованные и рукописные материалы, преимущественно по тем районам, которые не были охвачены нашими маршрутными и стационарными обследованиями. Всего обработано свыше 45 тыс. голов домашних животных разных местных пород крупного рогатого скота, лошадей, овец, коз, ослов, верблюдов и яков. Более или менее подробные материалы приводятся только по первым трем видам домашних животных, а по остальным даются лишь суммарные показатели видовых различий в связи с географической их локализацией.

Характеристика абсолютных размеров тела животных дается на основе обработки трех промеров — высоты в холке, косой длины туловища и обхвата груди, а типов телосложения — на основе индексов промеров. После проверки разного типа индексов наиболее пригодными для наших целей оказались отношения таких промеров, которые представляют признаки с относительно разной скоростью и продолжительностью роста. Так как сравнительно наиболее «скороспелым» промером (из числа использованных) является высота в холке, то и все ниже перечисленные индексы по существу представляют отношения (в процентах) отдельных промеров к высоте в холке.

Для вычисления индексов были использованы следующие промеры: длина туловища, обхват груди, глубина груди, ширина в моклаках и обхват пясти.

Обработка средних величин промеров и их индексов велась на основе специально разработанной балльной оценки, сущность которой заключается в следующем. Для всех местных пород домашних животных, распространенных по всему ареалу, в пределах вида, по каждому признаку составлялся обычный вариационный ряд, состоящий из 10 классов. Границы ряда определялись по крайним вариантам (наибольших и наименьших показателей), которые имелись в данной популяции. Так, например, наименьшая высота в холке среди учтенных нами местных пород крупного рогатого скота Азиатской части СССР и Монголии составляет 96 см, а наибольшая 123 см; амплитуда между крайними величинами равна 27 см, классовый промежуток, следовательно, при 10 классах составляет 2,7 см. После того, как составлен вариационный ряд, каждый класс нумеруется порядковой цифрой следующим образом (табл. 1):

Таблица 1

96—98,7	—101,4	—104,1	—106,8	—109,5	—112,2	—114,9	—117,6	—120,3	—123
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

Эти порядковые цифры и представляют собой оценочные баллы тех вариант, которые попали в тот или иной класс. Точно таким же способом обработаны данные и по индексам промеров.

Так как по всем признакам у разных видов домашних животных составлялись однотипные ряды, состоящие из 10 классов, то и величины оценочных баллов являются относительно сравнимыми между собой. Это обстоятельство позволяет давать оценку различий между отдельными породами не только по отдельным признакам, но и по суммарным показателям их, как в отношении абсолютных размеров, так и в отношении типов телосложения. В первом случае суммарным показателем является средне-

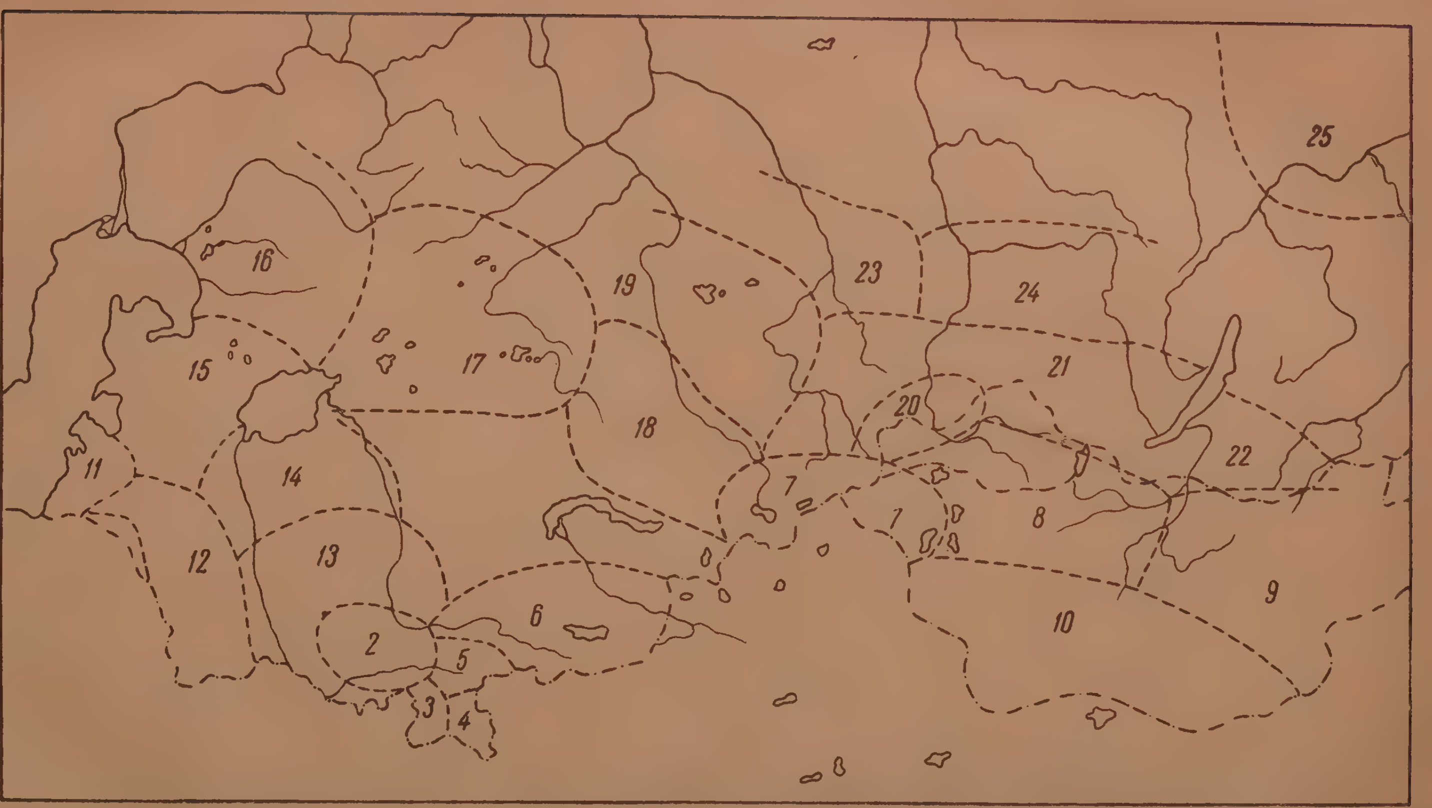


Рис. 1. Географические участки ландшафтных зон

I — Зона гор: *1* — Копет-Дагский, *2* — Горнобухарский, *3* — Западнопамирский, *4* — Восточнопамирский, *5* — Алтайский, *6* — Тянь-Шаньский, *7* — Алтайский, *8* — Таннуола-Хангайский, *9* — Кентейский, *10* — Гобийский; II. Зона пустыни: *11* — Кюрен-Дагприкаспийский, *12* — Кара-Кумский, *13* — Севернобухарский, *14* — Хорезмский; III. Полупустынностепная зона: *15* — Усть-Урт, *16* — Урало-Прикаспийская низменность, *17* — Арало-Ишимская равнина, *18* — Восточноказахский мелкосопочник; IV. Лесостепная зона: *19* — Юг Западносибирской низменности, *20* — Восточные Саяны, *21* — Юг Среднесибирского нагорья, *22* — Забайкалье; V. Тайга: *23* — Западносибирская низменность, *24* — Среднесибирское нагорье, *25* — Якутская низменность, *26* — Верхоянская низменность

арифметическая величина баллов по высоте в холке, длине туловища и обхвату груди, а во втором — всех шести индексов. При этом в последнем случае суммарный показатель индексов, каждый из которых дает определенное представление об относительном развитии массы тела, я рассматриваю как известное выражение эйрисомности габитуса.

Сравнение различных местных пород и их групп в пределах каждого вида домашних животных проводилось по географическим участкам пяти ландшафтных зон, список и схематическое расположение которых показаны на приведенной ниже картограмме (рис. 1).

Изменения животных по размерам тела

В пределах крупного рогатого скота, лошадей и овец, так же как и других видов домашних животных Азиатской части СССР и Монголии, межпородные различия по абсолютным размерам тела животных весьма значительны. Если сравнить отдельные местные породы по высоте в холке, то крайние различия представляются в следующем виде: таджикский горный и западнопамирский крупный рогатый скот имеет в среднем около 96 см, а астраханский скот — 123 см; монгольские лошади — 123 см, а текинские — 152 см; дарвазские овцы — 53,6 см, а гиссарские и сараджинские — 76—77 см и т. д.

По живому весу амплитуда колебаний средних величин значительно бóльшая. В пределах крупного рогатого скота крайние варианты отдельных местных пород составляют 180 и 400 кг, среди лошадей — от 280 до 480 кг и у овец от 30 до 100 кг. Однако все эти различия в географическом отношении не представляют каких-либо закономерных изменений, связанных с климатическими различиями местообитаний тех или иных пород. Часто в пределах одной и той же ландшафтной зоны, а иногда и географического участка, разводятся породы, представляющие крайние варианты по абсолютным размерам тела животных. При этом у разных видов домашних животных географическое распределение местных пород в этом отношении далеко не одинаково. Как видно из данных табл. 2, в которой представлены показатели промеров экстерьера в оценочных баллах у крупного рогатого скота, лошадей и овец по разным географическим участкам и ландшафтным зонам, сосредоточенность крупнорослых и малорослых пород у разных видов территориально не всегда совпадает. Кроме того, из той же таблицы легко заметить, что разные промеры, в пределах каждого вида животных, по-разному представляют различия между теми или иными группами пород.

Например, зебувидный скот Туркмении и Узбекистана (зона пустыни), не отличаясь по высоте в холке от центральноазиатского скота горных районов (Тянь-Шань — Кентей), характеризуется сравнительно более коротким туловищем и малым обхватом груди. То же самое можно сказать в отношении лошадей, овец и других видов домашних животных. В зоне пустыни представлены большей частью такие типы местных пород, у которых высота в холке относительно превышает другие промеры, а в зоне тайги и в северных участках горной зоны, наоборот, длина туловища и обхват груди относительно больше, чем высота в холке. По другим ландшафтным зонам — степной и лесостепной — размеры всех трех промеров пропорционально более или менее одинаковы.

В соответствии с этим обстоятельством порядок географических различий между местными породами по разным промерам неодинаков. Наглядное представление в этом отношении дают кривые географического изменения животных по высоте в холке (рис. 2), по длине туловища (рис. 3) и по обхвату груди (рис. 4). Все эти графики составлены следующим образом. По ординатам отмечены оценочные баллы промеров, а по абсциссам — номера географических участков по двум поясам зон — южному, горному (1—10), идущему от Копет-Дага до восточных окраин Монголии, и северному (11—26) в составе остальных четырех ландшафтных зон. Расположение географических участков по

Географические различия у домашних животных по промерам экстерьера в баллах (самки)

№ п/п.	Ландшафтные зоны и географические участки	Крупный рогатый скот				Лошади				Овцы			
		число животных	высота в холке	длина туловища	обхват груди	число животных	высота в холке	длина туловища	обхват груди	число животных	высота в холке	длина туловища	обхват груди
	I. Горная зона												
1	Копет-Даг	91	5	4	3	75	5	3	4	522	4	5	4
2	Горная Бухара	1878	3	3	2	972	7	6	8	1377	10	10	10
3	Западный Памир	40	1	1	1	—	—	—	—	150	1	2	1
4	Восточный Памир	—	—	—	—	—	—	—	—	280	8	8	8
5	Алай	76	6	5	5	89	4	4	4	100	8	9	6
6	Тянь-Шань	494	6	7	6	1010	4	4	6	1559	8	9	6
7	Алтай	226	6	7	7	839	3	4	4	221	7	8	6
8	Таннуола-Хангай	360	5	7	6	254	2	2	3	419	5	7	5
9	Кентей	113	6	7	8	96	2	2	4	168	5	7	6
10	Гоби	54	6	7	7	53	1	1	1	100	5	6	5
	II. Зона пустыни												
11	Кюрен-Даг-прикаспийская	237	6	4	3	362	10	9	10	248	6	6	4
12	Кара-Кумы	1208	6	4	4	398	10	10	8	535	8	8	4
13	Северная Бухара	93	7	4	3	—	—	—	—	250	6	6	5
14	Хорезм	557	6	5	4	—	—	—	—	274	5	6	5
15	Усть-Урт	—	—	—	—	184	5	5	2	—	—	—	—
	III. Полупустынностепная зона												
16	Урало-прикаспийская низменность	357	9	10	9	240	5	6	5	140	9	10	8
17	Верхнеишимская равнина	263	8	8	8	—	—	—	—	—	—	—	—
18	Восточноказахский мелкосопочник	282	7	7	7	193	4	5	4	98	7	10	6
	IV. Лесостепная зона												
19	Юг Западносибирской низменности	902	5	7	6	193	5	6	7	118	5	8	8
20	Юг Среднесибирского нагорья	—		—	—	90	7	8	9	—	—	—	—
21	Восточные Саяны	85	8	9	8	—	—	—	—	—	—	—	—
22	Забайкалье	—	—	—	—	126	3	4	4	188	5	5	3
	V. Зона тайги												
23	Западносибирская низменность	—	—	—	—	200	4	8	8	—	—	—	—
24	Среднесибирское нагорье	90	1	5	4	—	—	—	—	—	—	—	—
25	Вилюйская низменность	1273	5	6	6	269	3	5	4	—	—	—	—
26	Верхоянская низменность	—	—	—	—	77	4	6	9	—	—	—	—

каждому поясу идет в направлении (слева направо) с юго-запада на северо-восток.

Как видно из первого графика (рис. 2), географические различия по высоте в холке у лошадей в пределах горной зоны имеют тенденцию к уменьшению средних размеров в направлении к северо-восточным

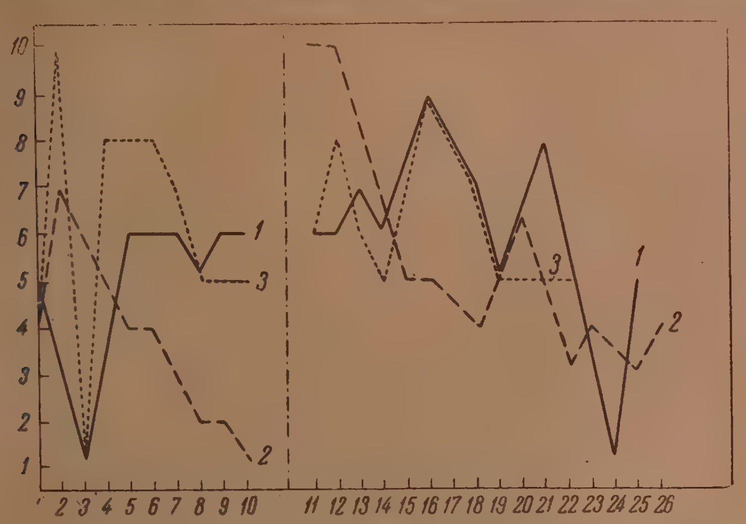


Рис. 2. Географические изменения животных по высоте в холке

1 — Крупный рогатый скот, *2* — лошади, *3* — овцы

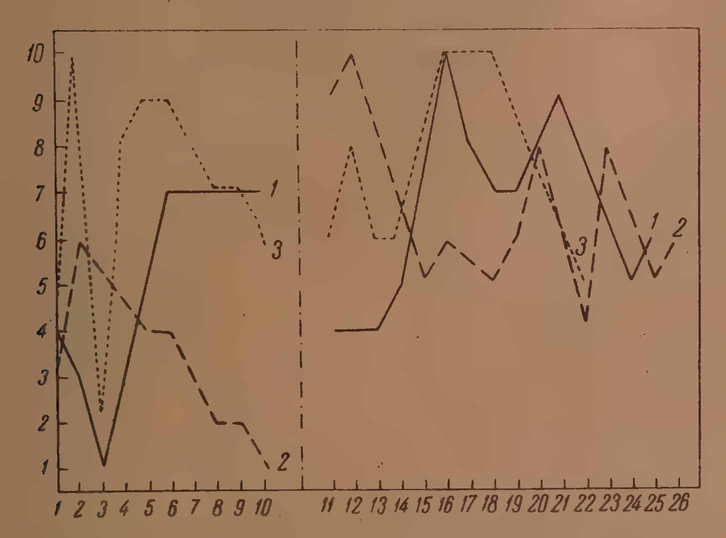


Рис. 3. Географические изменения животных по длине туловища

1 — крупный рогатый скот, *2* — лошади, *3* — овцы

участкам, а у крупного рогатого скота, наоборот, к юго-западным; овцы выходят за пределы и той и другой тенденции. В пределах второго пояса зон у всех рассматриваемых видов животных наблюдается общая тенденция к уменьшению средних величин высоты в холке по направлению к северо-восточным участкам.

Длина туловища (рис. 3) и обхват груди (рис. 4), особенно в пределах второго пояса зон, изменяются по-другому.

Таким образом наблюдаемые различия по отдельным промерам и суммарным баллам общей величины тела (рис. 5) у домашних животных не идут в соответствии с теми климатическими изменениями, которые характерны для разных ландшафтных зон. Эти изменения в пределах каждой ландшафтной зоны представляют, в общем, понижение

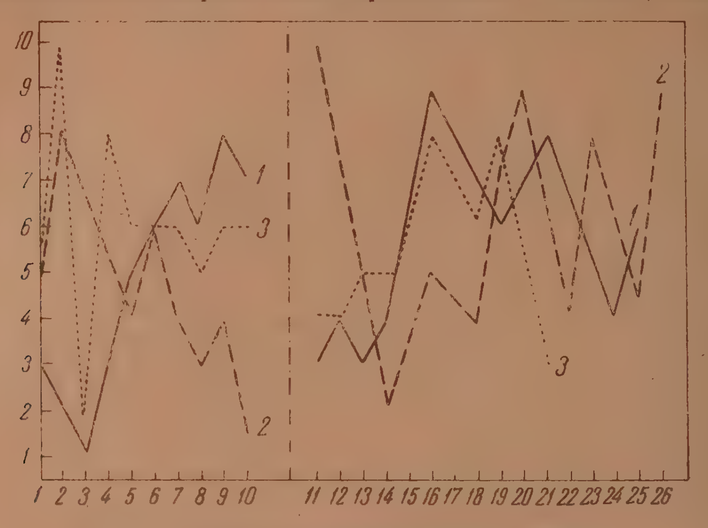


Рис. 4. Географические изменения домашних животных по охвату груди

1 — крупный рогатый скот, 2 — лошади, 3 — овцы

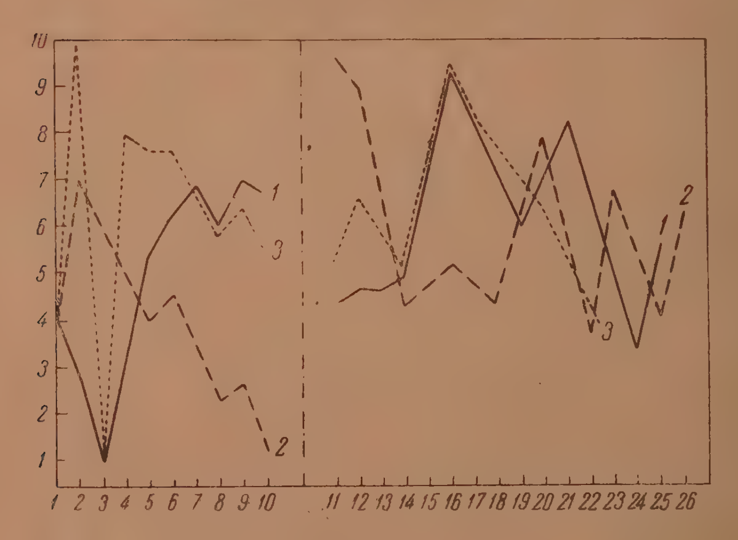


Рис. 5. Географические изменения животных по суммарным размерам тела

1 — крупный рогатый скот, 2 — лошади, 3 — овцы

температуры и повышение влажности климата в направлении с юго-запада на северо-восток. Изменения по размерам тела у животных, связанные большею частью с кормовыми и общими зоотехническими условиями, не укладываются в этом направлении, а следовательно, и не подчиняются правилу Бергмана.

Нужно кстати заметить, что уклонения от правила Бергмана в обычном его толковании (укрупнение размеров тела по направлению к северу и уменьшение — к югу) характерны не только для домашних животных, но наблюдаются и у многих свободно живущих диких форм гомойотермных животных. Такие исключения были известны и Бергману.

Для подтверждения своего правила он использовал данные по географическому изменению свыше 75 разных групп животных и птиц. Около 25 групп из этого числа вовсе не подчинялись правилу, а из остальных 50 групп только 26 давали совершенно четкую картину в соответствии с правилом. Остальные 24 группы представляли так называемые «смешанные» случаи, т. е. изменения по размерам тела не всегда были связаны с определенным географическим направлением. Все эти исключения Бергман объяснял наличием других приспособлений у животных (развитие шерстного покрова, структурных придатков тела, особенности обмена, окислительных процессов и т. д.), которые позволяли им существовать в разных климатических условиях без изменения общих размеров. По данным Ренша [14], среди 40 изученных им видов млекопитающих у 30-ти северные формы были крупнее южных, в семи случаях южные формы оказались крупнее северных и в трех случаях различий вообще не обнаружено. Примерно такая же картина наблюдалась и в отношении птиц. Подобного рода факты отмечали Беттихер [10], Гессе [13], Сдобников [6], Н. Бобринский, Л. Зенкевич и Я. Бирштейн [1] и многие другие.

Как и всякая другая географическая закономерность, правило Бергмана, конечно, не может представлять абсолютной зависимости изменения животных от температурных колебаний климата. Приспособления животных в этом отношении могут быть разными и, кроме того, наличие локальных особенностей климата по отдельным участкам ландшафтных зон также создает известное нарушение общих географических правильностей. Однако, несмотря на это, все же наличие довольно большого числа случаев, подтверждающих правило Бергмана, позволяет допускать возможность существования какой-то общей закономерности в этом отношении. Наряду с многими частными приспособлениями к температурному режиму, у гомойотермных животных, очевидно, имеется средство более или менее общего характера, которое позволяет им сохранять постоянную температуру тела в разных климатических условиях.

Таким средством может быть эволюционное изменение под влиянием отбора разных соотношений поверхности и объема тела. Но показателем этого соотношения являются не абсолютные размеры тела животных, как видно из предыдущего изложения, а некоторые особенности в типе их телосложения.

Изменения животных по габитусу

В предыдущем изложении было показано, что различия между отдельными местными породами домашних животных представляются по-разному в зависимости от того, по каким промерам наблюдается несходство. Это связано по существу уже с разными типами габитуса в телосложении животных. Более полное представление в этом отношении можно получить из данных табл. 3 по суммарным баллам эйрисомности габитуса животных, которые получены на основе специальных расчетов по шести индексам промеров.

Как видно из табл. 3, по каждому виду животных наблюдается некая тенденция в изменении средних показателей баллов. В пределах крупного рогатого скота наименьшие значения эйрисомности встречаются у зебувидного скота пустынной зоны, представляющего характерный

Таблица

Географические различия у домашних животных по суммарным баллам эйрисомии

№ п. п.	Ландшафтные зоны и географические участки	Самки: крупный рогатый скот	Самки: лошади	Самки: овцы	Самки: козы	Самцы: крупный рогатый скот	Самцы: лошади	Самцы: овцы	Самцы: козы
	I. Горная зона								
1	Копет-Даг	2,1	2,3	5,0	—	—	—	3,3	—
2	Горная Бухара	2,7	3,0	7,5	4,5	5,5	2,0	5,5	—
3	Западный Памир	2,1	—	7,1	—	7,1	—	—	—
4	Восточный Памир	—	—	3,0	6,0	—	—	6,3	—
5	Алай	4,5	4,7	4,1	2,8	—	4,2	4,8	—
6	Тянь-Шань	7,0	5,5	4,3	4,3	8,5	5,8	4,7	4,7
7	Алтай	8,0	5,8	5,3	4,7	9,5	7,3	4,8	4,7
8	Таннуола-Хангай	8,0	6,5	6,0	4,5	—	5,7	7,1	5,7
9	Кентей	8,0	7,2	8,1	8,3	9,5	—	7,0	—
10	Гоби	8,0	7,2	8,3	8,7	—	—	—	—
	II. Зона пустыни								
11	Кюрен-Даг	3,0	1,8	—	—	3,5	2,3	4,4	—
12	Кара-Кумы	2,0	1,5	2,3	1,6	—	1,5	3,5	—
13	Северная Бухара	1,8	—	—	1,0	—	—	—	1,7
14	Хорезм	3,2	—	5,6	2,6	—	—	6,0	5,8
15	Усть-Урт	—	3,4	—	—	—	2,8	—	—
	III. Полупустынно-степная зона								
16	Урало-прикаспийская низменность	7,0	5,0	4,0	—	—	—	6,0	—
17	Верхнеишимская равнина	7,0	—	—	—	—	—	—	—
18	Восточноказахский мелкосопочник	7,3	5,2	4,3	2,6	—	5,2	4,1	—
	IV. Лесостепная зона								
19	Юг Западносибирской низменности	7,8	6,3	10,0	—	—	5,0	12,0	—
20	Юг Среднесибирского нагорья	—	—	—	—	—	5,1	—	—
21	Восточные Саяны	7,2	—	—	—	—	—	—	—
22	Забайкалье	—	6,5	6,0	5,0	—	7,2	8,7	—
	V. Зона тайги								
23	Западносибирская низменность	—	10	—	—	—	9,3	—	—
24	Среднесибирское нагорье	10,0	—	—	—	—	—	—	—
25	Вилюйская низменность	7,5	7,0	—	—	9,0	7,0	—	—
26	Верхоянская низменность	—	7,3	—	—	—	9,8	—	—

тип лептосомного телосложения. Центральноазиатский скот отличается бо́льшими, в среднем, показателями эйрисомии, которые постепенно нарастают в направлении с юго-запада на северо-восток, от пустынной зоны через полупустыню и лесостепь до тайги. Такая тенденция наблюдается параллельно по обоим поясам зон.

Следует, кстати, заметить, что сходные суммарные показатели эйрисомности габитуса отдельных местных пород в разных ландшафтных зонах складываются не всегда одинаково. Зебувидный скот, например, в зоне пустыни характеризуется сравнительно укороченным туловищем и малой глубиной груди, подчеркивающей высоконогость животных.

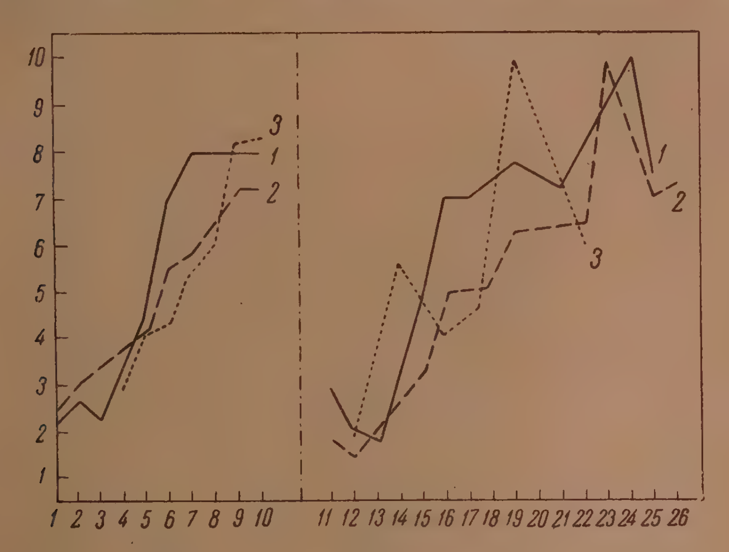


Рис. 6. Географические изменения животных по эйрисомности габитуса

1 — крупный рогатый скот, *2* — лошади, *3* — овцы

А в горных районах (Копет-Даг и горнобухарский участок) такая же группа крупного рогатого скота, с такими же в среднем показателями суммарных баллов, отличается от предыдущей более грубым костяком, лучше развитой грудью и более длинным туловищем. Центральноазиатский скот в разных зонах, имеющий в среднем одинаковые суммарные баллы эйрисомности, различается по конструкции телосложения следующим образом: в полупустынно-степной зоне он имеет сравнительно укороченное туловище, неглубокую грудь, но относительно широкий зад; в горах — туловище несколько длиннее, грудь шире и глубже, но относительно более узкий зад; а в лесостепи и в зоне тайги животные имеют удлиненное и широкое туловище на коротких ногах.

Примерно такого же порядка различия по телосложению наблюдаются у лошадей и овец разных ландшафтных зон.

Таким образом определенная степень эйрисомности габитуса у животных в каждом отдельном случае может быть достигнута разными путями, в зависимости от приспособительной значимости той или иной конструкции типов телосложения в данных природных условиях. Но во всех этих случаях повышение эйрисомности гатибуса в какой то мере связано с увеличением общей массы тела, а следовательно, и с относительным уменьшением его поверхности сравнительно с объемом.

Повышение суммарных показателей эйрисомности габитуса у лошадей от пустыни к зонам полупустынностепной, лесостепной и тайги

происходит за счет относительного удлинения туловища, а в горной зоне — преимущественно за счет развития глубины и ширины груди. Курдючные овцы юго-западной части горной зоны, кроме гиссарских, имеют относительно наименьшие суммарные показатели эйрисомии, которые постепенно увеличиваются от Копет-Дага до Алтая. Дальше повышение суммарных показателей продолжается у жирнохвостых овец, которые заполняют северо-восточные районы горной зоны, вплоть до восточных окраин Монголии

Наглядное представление относительно общей географической закономерности изменения домашних животных по эйрисомности габитуса дает приведенный ниже рис. 6, который построен по тому же типу, что и предыдущие. Характер кривых показывает определенное нарастание эйрисомии параллельно у разных видов домашних животных в направлении с юго-запада на северо-восток по обоим поясам ландшафтных зон.

Несмотря на то, что в отношении абсолютных размеров тела крупный рогатый скот и лошади имели разные тенденции в своем изменении, в

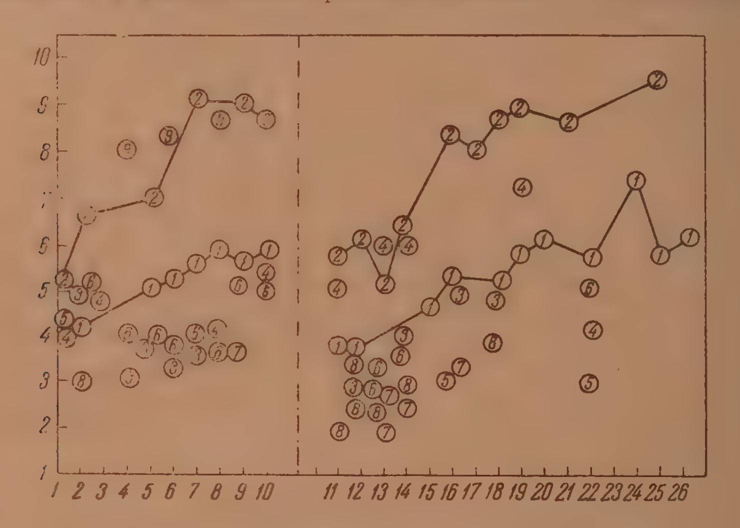


Рис. 7. Межвидовые географические различия по эйрисомности габитуса домашних животных

1 — лошади, *2* — крупный рогатый скот, *3* — курдючные овцы, *4* — жирнохвостые овцы, *5* — тощехвостые овцы, *6* — козы, *7* — верблюды, *8* — ослы, *9* — яки

данном случае они параллельно изменяются в одном и том же направлении. Это является свидетельством того, что абсолютные размеры тела и тип габитуса животных коррелятивно не связаны. Некоторые уклонения от общей тенденции, которые наблюдаются у овец, определяются довольно разнородным составом этой группы животных. В данном случае обработаны вместе курдючные и жирнохвостые овцы, которые представляют в сущности разные типы; первые в среднем более лептосомные, чем последние. Особенно выделяются в этом отношении жирнохвостые овцы Средней Азии (туркменские, дарвазские), эйрисомность которых оказывается значительно большей, чем у курдючных овец, распространенных примерно в тех же географических участках.

Определенная закономерность в географическом изменении животных по эйрисомности габитуса наблюдается не только в пределах видов, но и в межвидовых сопоставлениях. Для иллюстрации сказанного

я привожу один лишь график кривых (рис. 7), составленный по тому же способу, что и предыдущие; но оценочные баллы в данном случае получены не из внутривидового разнообразия местных пород, а на основе общего ряда суммарных индексов по разным видам домашних животных. Из приведенного графика прежде всего можно видеть, что сравнительная степень выраженности эйрисомии у разных видов неодинакова. Относительно наибольшая эйрисомность габитуса характерна для крупного рогатого скота и яков, затем она уменьшается у лошадей, овец, коз, верблюдов и наименьшей является у ослов. Такой порядок различий между отдельными видами домашних животных по общей эйрисомности габитуса известным образом сочетается и с характером распределения их ареалов. Лептосомные виды сосредоточены преимущественно на юге, а эйрисомные на севере. При этом последние в большинстве случаев являются широко распространенными, а так называемые лептосомные виды сравнительно узко локализованы. В пределах каждого вида домашних животных эколого-географическая дифференциация местных пород происходит примерно в том же направлении, как и видов.

Выводы

Изменение домашних животных на территории Азиатской части СССР и Монголии в том географическом направлении (с юго-запада на северо-восток), которое идет от более теплого климата к холодному, связано не с различиями местных пород по абсолютным размерам тела, как это постулируется правилом Бергмана, а с некоторыми особенностями типов их телосложения.

Своеобразие домашних животных в этом отношении, а вероятно, и многие факты подобного рода исключений у диких животных находят свое объяснение в ином подходе к пониманию приспособительного значения размеров животных, как показателей разного соотношения поверхности и объема. Относительное уменьшение поверхности тела достигается не только путем увеличения общих размеров животных, но и на основе формирования разных типов габитуса, изменение которых коррелятивно не связано и обуславливается, видимо, разными причинами. У животных лептосомного габитуса общая поверхность тела всегда относительно большая, чем у животных эйрисомного телосложения. В соответствии с этим малорослый сибирский или якутский скот, распространенный на севере в зоне тайги, является не исключением, а подтверждением правила Бергмана.

Таким образом общий характер изменений средних показателей индексов эйрисомии в определенном географическом направлении, показанный нами выше на примере местных пород домашних животных Азиатской части СССР и Монголии, отвечает, в основном, той закономерности в отношении терморегуляции, которая была отмечена Бергманом. Но исходным критерием географических различий в нашем случае являются не абсолютные размеры, а тип телосложения животных.

Литература

1. Бобринский Н., Зенкевич Л., Бирштейн Я., География животных, 1946.—2. Дарвин Ч., Происхождение видов путем естественного отбора, изд. АН СССР, 1939.— 3. Дементьев Г. П., К вопросу о правиле Бергмана, Бюлл. Об-ва испыт. прир., отд. биол., т. XLIV, 7—8, 1935.—4. Кашкаров Д. Н., Основы экологии животных, 1938.— 6. Сдобников В. М., К вопросу об экологии северного оленя, Вопросы экологии и биоценологии, № 5—6, 1939.— 7. Ashton J., The influence of certain geografical and historical conditions on the physical development of Lombardy, Brown Swiss, Britany, Dairy Shorthorn, Ayrshire and Beef

Shorthorn breeds of cattle, Growth and Development, Univers. of Miss. Resear.-Bull., 141, 1930.—8. Bergmann C., Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere zu ihrer Grösse, 1848.—9. Bisshop I. H. R., The relation between environment and animal breeding with special reference to the breeding of cattle in the semiared regions of South Africa, XIII. Intern. Tierärztliche Kongress, Zürich — Interlaken, 1938.— 10. Boetticher H., Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Klima und Körpergrösse der homöothermen Tiere, Zool. Jahrbücher, Abt. für Systematik, Geographie und Biologie, Bd. 40, 1917.—11. Chapman R. N., Animal ecology with especial reference to the insects, The University of Minnesota, 1926.—12. Hesse R., Die Bergmannische Regel, Die Naturwissenschaften, 13. Jahrgang, H. 31, 1925.— 13. Hesse R., Ecological animal geography, 1937.—14. Rensch R., Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugern, Arch. f. Naturgtschichte, Bd. 5, H. 3, 1936.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 5

РАСТВОРЕННЫЕ ОРГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА В ПИТАНИИ CLADOCERA

А. Г. РОДИНА

Гидробиологический отдел Зоологического института Академии Наук СССР

Экспериментальная работа по питанию Daphnia magna, проведенная нами (Салимовская-Родина [15]; Родина [9, 10, 11, 12]), показала, что существенными элементами питания являются бактерии, дрожжевые грибки, детрит и водоросли. Вода озер, водохранилищ и прудов, обычных мест обитания Cladocera, содержит все эти компоненты питания в различных количествах. Но в воде имеется еще один возможный источник питания — растворенные органические вещества. Вода любого водоема (пресного или морского) содержит растворенные органические вещества в значительных количествах.

По данным Бирдж и Джудэй (Birge a. Juday [19]), органическое вещество водоемов представлено главным образом соединениями, находящимися в воде в растворенном состоянии; лишь небольшая часть общего количества органического вещества водоемов находится во взвешенном состоянии. Соотношение органического вещества в растворе и взвешенном состоянии было определено как 6 : 1. Михен (Meehan [25]) нашел, что растворенная органическая материя составляет 92,5% общего содержания органического вещества в воде и лишь 7,5% падает на долю общего планктона. Крог (Krogh [23]) для воды океана нашел, что в 1 м³ содержится 0,244 г азота и 2,36 г углерода, что эквивалентно 5 г органического вещества. Эта величина в 300 раз больше, чем содержание органического вещества, заключающегося в планктонных организмах того же объема воды.

Как известно, растворенные органические вещества в водоемах находятся частью в виде истинного раствора, частью в коллоидном состоянии. Академик В. И. Вернадский [4] считал, что озерные воды являются самыми богатыми природными золями; он указывал, что процент содержания коллоидов в них доходит до 1. По данным М. А. Кулакова [8], господствующее до сего времени в гидрологии и гидрохимии представление о гидросфере как об истинном растворе, т. е. растворе с ионно-молекулярной степенью дисперсности растворенного вещества, является неправильным; М. А. Кулаков считает, что природные воды правильнее рассматривать как коллоидные системы.

Бирдж и Джудэй на основании исследования озер пришли к выводу, что растворенное органическое вещество распределено равномерно по всей толще водяного слоя. Крог [23] пришел к аналогичному выводу о распределении растворенного органического вещества в толще морской воды. Крог высказал, однако, предположение, что одна часть растворенных органических веществ находится в связанном состоянии в продуктах отбросов, которые уже не могут быть использованы водными животными, другая часть представлена соединениями, весьма устойчивыми к воздействию всех организмов, в том числе и бактерий.

В воде озер найдены аминокислоты, являющиеся основой белкового баланса животных организмов (Петерсон, Фред и Домогалла, Peterson, Fred a. Domogalla [26]). Бирдж и Джудэй в этом видят прямое доказательство того, что растворенные органические вещества озер имеют пищевое значение.

Растворенные органические вещества водоемов по происхождению различны: часть выделяется водорослями (Алеев [1, 2, 3], Крог и Ланге, Krogh a. Lange [24]); часть переходит в раствор при разложении растительных и животных остатков в результате микробиологического воздействия или ферментативных процессов, среди которых имеет значение лизирующий фактор (Б. Л. Исаченко [7]); часть поступает в водоемы извне.

Высокое содержание растворенных органических веществ в воде, как пресных водоемов, так и морей, послужило причиной возникновения вопроса о значении этих веществ для питания водных животных. Вопрос этот был выдвинут в 1909 г. Пюттером (Pütter [27]), который на основании своих наблюдений и вычислений о потребности водных животных в пище и запасах ее, пришел к выводу, что «за счет растворенных веществ, а также лишь в очень незначительной степени и планктонных водорослей, живет вся масса морских животных».

При определении потребности животных в пище Пюттер исходил из интенсивности их обмена веществ, который устанавливался им путем выяснения количества потребляемого кислорода. Он пытался определить соотношение между содержанием органического вещества в воде в форме планктона и в растворенном состоянии. Вследствие ошибочных предпосылок Пюттер определил его как 1 : 2000 (1 : 6 по данным Бирдж и Джудэй). Сопоставление возможной потребности в пище морских животных, питающихся планктоном, и запасов ее являлось у Пюттера аргументом в пользу значения растворенных органических веществ. Существенной частью теории Пюттера является выдвинутое им утверждение об осуществлении питания водных животных растворенными веществами путем осмоса через наружные покровы их тел, если только они не покрыты кутикулой. По мнению Пюттера, всякий орган дыхания (как, например, жабры) может в одно и то же время выполнять и другую функцию — органа питания.

В связи с теорией Пюттера был проведен ряд специальных исследований для выяснения выдвинутых им положений. Возможность осмотического питания для различных водных животных была рассмотрена в ряде работ (см., например, Шипицына [18], Коллер, Koller [22], Крог [23], Джеллис и Кларк, Gellis a. Clarke [21], Рансон, Ranson [29] и др.).

Другими исследователями (Рылов [14]; Блегвад, Blegvad [20] и др.) было доказано значение оформленной пищи в питании водных животных и значительное содержание в водоемах компонентов этой пищи.

Однако данные о значении органических веществ в питании водных животных, полученные различными исследователями, оказались противоречивыми, и вопрос этот остается невыясненным до настоящего времени. Ясно, что в полном объеме теория Пюттера является неприемлемой.

Все данные, накопленные трофологией, заставляют очень осторожно подходить к возможности питания многоклеточных животных растворенными веществами путем осмоса. Разноречивость данных, приводимых отдельными авторами, об использовании растворенных веществ различными обитателями водоемов диктует необходимость выяснения этого вопроса отдельно для каждой группы организмов и при этом путем прямого эксперимента.

В настоящую работу экспериментального изучения питания одного из видов Cladocera — Daphnia magna — было включено изучение возможности использования этими рачками растворенных органических веществ.

Для выяснения этого вопроса было проведено большое количество опытов (408) с различными растворенными веществами. Все опыты велись с рачками Daphnia magna в условиях строгой бактериологической их стерильности (за исключением первой серии).

Стерильность опытов устанавливалась высевами в мясо-пептонный бульон и мясопептонный агар. Рачки получались свободными от бактерий по методу Н. С. Гаевской [5], несколько измененному нами. Постановка опытов была во всех случаях одинаковой: молодые (в возрасте двух-трех часов), бактериологически чистые рачки помещались в стерильные растворы и за ними велись ежедневные наблюдения. Показателями использования растворенных веществ в питании были взяты: длительность жизни, размеры рачков, число линек, срок откладки яиц и состояние их кишечников.

Первая ориентировочная серия опытов была поставлена в нестерильных условиях, т. е. при наличии в среде бактерий. Было проведено сравнение роста дафний на почвенно-навозной среде и на воде, при примерно одинаковом содержании бактерий в обеих сериях опытов. В одних аквариумах рачки получали среду Banta, т. е. почвенно-навозный настой определенной концентрации с обычным в нем содержанием бактерий (2—3 млн. на 1 мл), в других аквариумах — воду с тем же содержанием бактерий, выделенных из той же почвенно-навозной среды (определение числа бактерий велось два раза в сутки). Лучшее развитие и бóльшая интенсивность размножения наблюдались на навозной среде. Уже эти предварительные опыты указывали на использование рачками растворенных органических соединений навозной среды дополнительно к питанию бактериями. Навоз богат органическими и минеральными веществами, зна-

чительная часть которых при настаивании его переходит в раствор. Азот в навозе находится в виде белковых веществ, амино- и амидокислот; углеводы же находятся в навозе в незначительном количестве (Рудаков [13]). В частности, богатство этой среды минеральными и органическими соединениями и используется для успешного разведения в ней дафний.

Следующие серии опытов имели целью выяснить различия в развитии рачков в воде и почвенно-навозной среде, при условии исключения бактерий. Вода и навозная среда пропускались через фильтр Шамберлена, затем разливались по колбочкам и стерилизовались под давлением в автоклаве. Дафнии в возрасте трех часов, как обычно прошедшие стерилизацию отмыванием, рассаживались в эти колбочки по одной. В этих опытах рачки получали лишь растворенные вещества. Различие в результатах опытов было разительно.

На воде дафнии гибли на вторые или третьи сутки, кишечники их при рассмотрении под микроскопом представлялись пустыми. Дафнии, помещенные в фильтрованную и стерилизованную почвенно-навозную среду, жили 13—15 суток и незначительно увеличивались в размерах. Кишечники их были пустыми в передних отделах, но в задних (в задней части средней кишки и в задней кишке) наблюдалось всегда заполнение кишечника темной массой. Размножения за этот срок, достаточный в нормальных условиях, не наступало. Ни в одном случае не было даже откладки яиц. В таблице 1 приведены результаты части этих опытов.

Таблица 1

Длительность жизни и размеры (в мм) Daphnia magna в воде и почвенно-навозной среде, профильтрованных через свечу Шамберлена

(выборочные данные)[1]

	В начале опыта	Вода			Почвенно-навозная среда						Контроль (почвенно-навозная среда)
Длительность жизни в сутках	0,09	2	2	2	13	13	15	15	15	15	15
Размеры в мм:											
Длина	0,84	0,84	0,85	0,85	1,22	1,24	1,30	1,33	1,14	1,24	2,86
Высота	0,54	0,54	0,56	0,56	0,81	0,81	0,81	0,81	0,67	0,70	1,98
Spina	0,38	0,36	0,38	0,38	0,27	0,32	0,35	0,27	0,27	0,27	0,64

[1] Число опытов было весьма значительным (54), но так как результаты были почти одинаковы (как это видно и из приведенных данных), то в таблице приводятся типичные данные.

Дальнейшая серия опытов была поставлена с той же средой Банта профильтрованной после фильтра Шамберлена через мембранный фильтр.

Результаты оказались почти аналогичными приведенным в табл. 1 — рачки жили от 11 до 15 суток, несколько увеличиваясь в размерах и не откладывая яиц. Жизнь в течение 15 суток на тщательно профильтрованных средах в условиях бактериологической стерильности ясно указывает на использование растворенных веществ, так как никакой оформленной пищи здесь не было. Стерильность опытов устанавливалась самым тщательным образом.

Несколько серий опытов было поставлено для выяснения влияния находящихся в среде растворенных органических веществ в присутствии оформленной пищи, также в условиях стерильности опытов. Для этого были приготовлены колбочки, одни с водой, другие с профильтрованной через фильтр Шамберлена почвенно-навозной средой; как в те, так и в другие в одинаковых количествах вносились взвеси высушенных и растертых в порошок водных растений. В колбочки, после их стерилизации в автоклаве, рассаживались рачки, прошедшие стерилизацию отмыванием. Молодые дафнии жили дольше и росли лучше, получая добавочно к растительным взвесям растворенные органические вещества почвенно-навозной среды, прошедшие через фильтр Шамберлена. Так, максимальная продолжительность жизни на взвесях рдеста была на воде всего девять суток, на почвенно-навозной среде с рдестом — 33. Аналогичные результаты были получены на взвесях кувшинки (таблица 2).

Таблица 2

Максимальная продолжительность жизни и размеры Daphnia magna на взвесях рдеста и кувшинки

(в условиях бактериологической стерильности опытов)

	Взвесь рдеста		Взвесь кувшинки	
	в воде	в фильтрованной почвенно-навозной среде	в воде	в фильтрованной почвенно-навозной среде
Максимальный срок жизни в сутках	9	33	9	32
Размеры в мм:				
Длина	0,94	1,38	0,99	1,5
Высота	0 57	0,81	0,63	0,94
Spina	0,38	0,03	0,35	0

Таким образом эти опыты указывали на более благоприятные для развития Daphnia magna условия в почвенно-навозной среде. Размножения, однако, не было ни в одном случае.

Следующие серии опытов имели целью выяснить значение для развития рачков растворенных неорганических соединений. В колбочки с водой и взвесью элодеи были прибавлены: в одни колбочки NaCl, в другие $CaCl_2$, в третьи $Ca_3(PO_4)_2$ в различных количествах (от 0,01 до 0,1%).

После стерилизации колбочек в автоклаве в них были помещены бактериологически чистые молодые дафнии. Во всех этих опытах дафнии погибли почти одновременно на 9—10-е сутки, т. е. в тот же срок, что и на одной взвеси элодеи. Таким образом не могло быть отмечено никакого влияния добавления перечисленных выше солей в указанных концентрациях.

В опытах Крога, Джеллиса и Кларка положительные результаты были ими получены при добавлении глюкозы. Нами были поставлены 48 опытов кормления рачков взвесями элодеи с добавлением различных сахаров: глюкозы, арабинозы, сахарозы и мальтозы. Количество вводимых сахаров варьировалось (от 0,01 до 0,1%). Добавление сахаров оказало очень слабое положительное влияние на длительность жизни рачков. Лишь в растворах мальтозы и арабинозы длительность жизни рачков (сравнительно с экземплярами, не получавшими сахаров) уве-

личивалась на двое суток, и в некоторых отдельных опытах дафнии прожили до 17 суток. Таким образом опыты показали, что рачки лишь в некоторой мере используют растворенные сахара. Эти полученные нами результаты согласуются с выводом Крога о слабом использовании растворенных сахаров.

Наибольший интерес представляло выяснение возможности использования аминокислот. Как известно, кроме тирозина и цистина, все аминокислоты хорошо растворимы в воде. Растворимость этих двух аминокислот возрастает в присутствии других аминокислот (Талмуд [17]).

Для опытов по питанию были использованы смеси следующих аминокислот: аланина, валина, аргинина, гликоколя, лейцина, тирозина, триптофана, гистидина, цистина, метионина и лизина. Первоначально готовился основной раствор, содержащий по 100 мг каждой из перечисленных аминокислот на 1 л воды. Для опытов употреблялись как этот основной раствор, так и его разведения в 2, 3, 5 и 10 раз. Таким образом концентрация употребленных растворов выражалась в 1100, 550, 366, 220 и 110 мг на 1 л. В части опытов к этим растворам прибавлялись сахара в количестве 110 мг на 100 мл среды. В каждой серии опытов половина среды предварительно профильтровывалась через самый плотный фильтр Шамберлена. Среда разливалась в колбочки по 50 мл и стерилизовалась в автоклаве. В колбочки по одной рассаживались дафнии в возрасте двух-трех часов, прошедшие обычную стерилизацию отмыванием. Стерильность опытов устанавливалась самым тщательным образом, и оказавшиеся нестерильными опыты исключались из дальнейшего рассмотрения.

Эти опыты выявили прежде всего, что растворы аминокислот использовались дафниями. Однако следует отметить различие в сроках жизни дафний на профильтрованных и нефильтрованных растворах. В первом случае рачки не жили долее 12 суток, в то время как на нефильтрованных средах сроки жизни были бо́льшими — до 17 суток. Не могло быть отмечено резкого различия в длительности жизни и развитии рачков на растворах с сахарами и без них (что соответствует ранее проведенным опытам с сахарами), несмотря на значительное количество опытов.

Растворы низких концентраций оказались менее благоприятными, чем более высокие концентрации. Развитие рачков при питании смесями аминокислот с углеводами или без них не было нормальным. Рачки несколько увеличивались в размерах (табл. 3), однако рост их сильно отставал от контрольных; они проходили линьки, но сроки этих линек отстояли дальше друг от друга, чем обычно; ни в одном случае не было отложения яиц и, следовательно, не наблюдалось размножения. Это явление — отсутствие размножения — было общим в случае питания искусственными смесями, приготовленными как на озерной, так и на невской воде и простерилизованными в автоклаве. Сотни опытов, проведенных нами с различной стерилизованной автоклавом пищей, ни разу не дали дафний, отложивших яйца, не говоря уже о появлении молоди.

Поэтому нам представляются непонятными и неубедительными данные опытов Джеллиса и Кларка, в которых они в условиях бактериологической стерильности, как они сообщают, получали молодь на стерилизованной прудовой воде в 25% опытов и на стерилизованной автоклавом почвенно-навозной среде в 57% опытов.

Длительные сроки жизни рачков на смесях аминокислот в наших опытах являются доказательством использования ими растворенных органических веществ. Однако одни растворенные органические вещества, даже в концентрациях, превышающих те, которые наблюдаются в естественных водоемах, не могли обеспечить нормальное развитие

рачков. Питание оформленной пищей в виде взвесей из высушенных растений или тел моллюсков в условиях бактериологической стерильности опытов (при стерилизации сред в автоклаве), давало возможность рачкам жить до 38 суток и достигать больших размеров за одинаковые сроки.

Следует отметить состояние кишечников Daphnia magna при питании смесями аминокислот. Передний и средний отделы средней кишки рачков представлялись пустыми, в задних отделах средней кишки всегда наблюдались образования фекалий в значительных количествах. Это указывает на поступление растворов аминокислот в кишечник и усиленное выделение пищеварительных ферментов вследствие этого (т. е. раздражения стенок кишечника этой пищей). Вероятно, аминокислоты всасываются в передних отделах кишечника не полностью и часть их вместе с ферментами образует эти фекальные массы, которые без постоянных поступлений аминокислот в кишечник не могли бы достигать такого объема. Этот объем фекальных масс нельзя объяснить образованием их только за счет ферментов и других отделений кишечника. Следовательно, питание растворами аминокислот происходит через кишечник.

Таблица 3

Длительность жизни и размеры в мм Daphnia magna на смеси аминокислот в условиях стерильности опытов [2]

	В начале опыта	Концентрация смеси											
		1100 мг/л				550 мг/л		366 мг/л		220 мг/л		110 мг/л	
		+ глюкоза	+ арабиноза	+ сахароза	—	+ глюкоза	—	+ глюкоза	—	+ глюкоза	—	+ глюкоза	—
Длительность жизни в сутках	0.09	16	17	16	17	16	17	14	16	15	16	11	12
Размеры в мм:													
Длина	0,84	1,2	1,2	1,19	1,2	1.19	1,19	0.92	1.08	1.19	0.98	0.97	1,09
Высота	0.54	0.76	0,75	0,74	0.74	0,67	0,76	0,54	0,7	0,74	0,67	0.54	0,70
Spina	0.38	0.38	0.38	0,38	0.38	0,38	0.38	0,32	0,36	0,38	0.38	0 38	0 32

[2] Количество опытов с аминокислотами было значительно (120); в таблице приведены наиболее часто получавшиеся результаты в каждой концентрации; отклонения были незначительны.

Этот вывод согласуется с выводом Крога, указывающего, что усвоение растворенных веществ идет через кишечник, а не путем осмоса.

На использование растворов через кишечник указывает также быстрое прокрашивание кишечника при помещении дафний в растворы красок и индикаторов. При помещении дафний в растворы индикаторов, даже при длительном нахождении рачков в этих растворах, при наблюдении под микроскопом не могло быть отмечено поступления растворов через ткани.

Нашей задачей являлось установление тех органов, которые окрашиваются в первую очередь. При помещении Daphnia magna в растворы красок окрашивание начинается с кишечников и печеночных выростов;

так, при помещении дафний в раствор генциан-виолета и последующем извлечении их оттуда через 15—20 минут, оказываются окрашенными только эти органы. На это обстоятельство указывает и С. Н. Скадовский [16].

Окраска переднего отдела и печеночных выростов сохраняется долго, она наблюдается даже через 10—15 часов. Из среднего и заднего отделов кишечника краска к этому времени уже выведена. Окраска кишечника, наступающая раньше окраски стенок тела, является также свидетельством поступления растворенных веществ через кишечник.

В кишечнике Daphnia magna имеются пищеварительные ферменты для переваривания белков, углеводов и жиров (протеиназа, амилаза, липаза — Родина [10]. Анализы показали, что pH кишечного тракта Daphnia magna отличается от pH окружающей среды. По нашим данным, он равен 6,0—6,2 в переднем отделе средней кишки и 7,4 в задней кишке (Родина [10]).

Наличие ферментативной системы, широкое использование рачками оформленной пищи — бактерий, дрожжевых грибков, частиц детрита, водорослей — говорят также против теории трофоосмоса.

Выводы

1. Daphnia magna использует в питании растворенные органические вещества.

2. Питание растворенными органическими веществами происходит через кишечник.

3. Питание исключительно растворенными веществами недостаточно для нормального развития.

Литература

1. Алеев Б. С., Выделение водорослями органических веществ в окружающую среду, Н.-и. ин-т водосн. и сан. техн., 1933.— 2. Алеев Б. С., К вопросу о механизме выделения водорослями органических веществ, Биохимия, т. I, вып. 1, 1936.— 3. Алеев Б. С. и Мудрецова К. А., Роль фитопланктона в динамике азота «цветущего водоема», Микробиология, т. VI, вып. 3, 1937.— 4. Вернадский В. И., История минералов земной коры, т. III, вып. 1; 1933.— 5. Гаевская Н. С. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов, II. Методы получения бактер. чистых Cladocera, Ostracoda, Copepoda, Зоологический журнал, т. XVII, вып. 6, 1938.— 6. Зернов С. А., Общая гидробиология, 1934.— 7. Исаченко Б. Л., Об очередных задачах микробиологического изучения воды и грунтов морей, Докл. юбил. сессии Арктич. ин-та, 1945.— 8. Кулаков М. А., Коллоидные вещества в природных водах, Изв. АН СССР, сер. геогр. и геоф., № 1, 1938.— 9. Родина А. Г., Опыты по питанию Daphnia magna, Зоологический журнал, т. 25, вып. 3, 1946.— 10. Родина А. Г., Экспериментальные исследования питания Cladocera, доклад на Всес. гидроб. совещ. в Ленинграде, 1946.— 11. Родина А. Г., Водоросли как пища Cladocera, ДАН СССР, т. LIX, № 2, 1948.— 12. Родина А. Г., Роль бактерий и дрожжевых грибков в питании Daphnia magna, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VIII, № 3, 1948.— 13. Рудаков К. И., Микробиология навоза, в кн. «Курс микробиологии», 1932.— 14. Рылов В. М., Некоторые наблюдения над захватом сестона у Diaptomus coertuleus, Тр. Ленингр. об-ва естеств., т. 60, вып. 2, 1930.— 15. Салимовская-Родина А. Г., Бактерии и дрожжевые грибки как пища для Cladocera, ДАН СССР, т. 29, № 3, 1940.— 16. Скадовский С. Н., Дафнии в качестве седиментаторов, Тр. Лабор. ген. сапропеля, вып. 2, 1941.— 17. Талмуд Д. Л., Строение белка, 1940.— 18. Шипицына Н. К., О роли органических коллоидов воды в питании личинок Anopheles, Изв. Биол. н.-и. ин-та, т. VII, вып. 4, 1930.— 19. Birge H. A. a. Juday C., Particulate and dissolved organic matter in inland lakes, Ecolog. Monogr., vol. 4, No. 4, 1934.— 20. Blegvad H., Food and conditions of nourishment among the comities of invertebrate animals found on or in the sea bottom, Rep. Dan. Biol. St., 22, 1914.— 21. Gellis S. S. a. Clarke G. L., Organic matter in dissolved and in collodial form as food for Daphnia magna, Phys. Zoology, vol. VIII, No. 2, 1935.— 22. Koller G., Versuche an marinen Wirbellosen über die Aufnahme gelöster Nährstoffe, Ztschr. f. vergl. Physiol., 11, 1930.— 23. Krogh A., Dissolved

substances as food of aquatic organisms, Biol. Reviews, vol. VI, No. 4, 1931.— 24. Krogh A. a. Lange E., Quantitative Untersuchungen über Plankton, Kolloide und gelöste organische und anorganische Substanzen in dem Fürsee, Inter. Rev. d. ges. Hydrobiol u. Hydrogr., Bd. 26, H. 1/2, 1931.— 25. Meehan O. L., The relative importance of plankton constituents in bass pond as measured by the organic content, Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. 36, 1938.— 26. Peterson, Fred a. Domogalla, The occurence of amino acids and other organic nitrogen compounds in lake water, Journ. Biol. Chem., 63, 1925.— 27. Pütter A., Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhausgehalt der Gewässer, 1909.— 28. Pütter A., Die Frage der parenteralen Ernährung der Wassertiere, Biol. Ctbl., Bd. 42, 1922.— 29. Ranson G., Le rôle de la matière organique dissouté dans l'eau et les théories de Pütter, Bull. Mus Nat. de Hist. Nat., 2 sér., vol. VII, N° 6, 1935; vol. VIII, N° 2, 1936.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 5

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ БЕЛОМОРСКОЙ МИДИИ

З. Г. ПАЛЕНИЧКО

Лаборатория беспозвоночных Зоологического музея
Московского государственного университета

У границы ареала распространения биология животных часто имеет отклонения, способствующие выживанию вида в условиях напряженной борьбы за существование. Эту особенность удается отметить и для съедобной мидии *Myrilus edulis* L., формы бореального происхождения, но живущей и в арктических водах Белого и Баренцова моря у северо-восточной границы ареала своего распространения.

В прибрежных водах Белого моря мидия распространена повсеместно, но массовые скопления вида — мидиевые банки на литорали не достигают такого развития, как в теплых морях. Здесь они образуются лишь в тех местах, которые защищены от гибельного действия частых штормовых волнений и передвижения береговых льдов естественными барьерами — волнорезами. В качестве таковых служат: каменистые гряды близ берегов, валунная россыпь, резкий свал глубин у края берегового плато или густые заросли водорослей и зостеры.

Массовые скопления мидий в сублиторальной зоне образуются в отдельных участках моря, в изобилии обеспеченных пищей: либо в зарослях ламинарий, где развивается множество диатомей, либо в местах столкновения морских и опресненных вод, где скапливается и осаждается детрит.

Питание мидии осуществляется путем фильтрации воды. Пищу ее составляют фитопланктон и детрит, преимущественно растительного происхождения. При наличии одного годового максимума в развитии фитопланктона, в питании беломорской мидии большое значение приобретает детрит.

Расположение наиболее крупных мидиевых банок в сублиторальной зоне приурочено именно к местам скопления и осаждения детрита. Они обнаружены в устьях рек, близ устьев рек, у выхода опресненных вод из губ и в проливах, через которые проходит посменно то морская, то сильно распресненная вода.

Вертикальное распространение сублиторальных мидиевых банок в Белом море и в Чешской губе (Гурьянова [3]) ограничено глубинами 10—15 и до 30 м, т. е. прибрежной полосой, наиболее хорошо прогреваемой и изобилующей придонной растительностью. В умеренных и теплых морях мидиевые банки встречаются и на несколько больших глубинах: у европейского побережья, например, известны промысловые банки на глубине 30 м (Хавинга, Havinga [13]), а в Черном море — на глубинах до 50 м (Зернов [3]).

Плотность населения на сублиторальных мидиевых банках в Белом море меньше, нежели в теплых морях (табл. 1).

У беломорской мидии по сравнению с мидиями теплых морей наблюдается относительно меньшее количество пищевых конкурентов, врагов и паразитов, что облегчает условия существования вида в Белом море.

Таблица 1

Плотность населения на сублиторальных мидиевых банках в разных морях

Район обследования		Вес в кг на 1 м²	Литературный источник
Белое море	Двинский залив, пролив Железные ворота	5	Данные автора
	Летний берег, мыс Ягенгский рог	12	» »
Балтийское море, Кильская бухта		15	Кьярболл (Kjarboll [15])
Северное море, побережье Дании		18,7	Зернов [5]
Черное море, Новороссийская бухта		30	Воробьев [2]

Видовой состав фауны на беломорских мидиевых банках обеднен по сравнению с составом биоценозов банок в теплых морях. В соответствии с этим меньше и число фильтраторов, т. е. видов животных, которые в той или иной мере конкурируют в питании с мидией: губок, гидроидов, мшанок, баланусов и асцидий. В составе биоценозов мидиевых банок в Белом море насчитывается 12 видов фильтраторов, а в Черном море — 25. Обрастание им раковин моллюсков в Белом море к тому же и количественно не так обильно, как в Черном (Зернов [4]).

Морские звезды — главные враги мидий, бич для промысловых мидиевых банок у европейского побережья,— в Белом море не живут в таком изобилии в сублиторальной зоне, а на некоторых банках, в Двинском заливе, например, совершенно отсутствуют (о. Мудьюг, о. Гремяха, Лопшеньга, Летний Наволок).

Паразиты, вызывающие повреждение раковины, у беломорской мидии не обнаружены. У побережья Европы и Америки широко распространены аннелида Polydora ciliata, просверливающая ходы в раковине мидий (Фильд, Field [12]), (Хавинга [13]), и червь Gymnocephalus, личинки которого вызывают образование жемчужных наростов.

Арктический режим Белого моря оказывает большое влияние на продолжительность вегетативного периода у мидии. При температуре ниже 0°, как правило, деятельность фильтрующего аппарата мидии приостанавливается, прекращается поступление пищи и кислорода, раковина плотно закрывается и в таком состоянии пониженной жизнедеятельности моллюск переживает холодный период года. Рост при этом прекращается.

У беломорской мидии вегетативный период в году наиболее кратковременный, что видно из табл. 2. Это обусловлено термическим режимом Белого моря.

Таблица 2

Продолжительность годового вегетативного периода у мидий в разных морях

Район обследования	Продолжительность вегетативного периода в месяцах	Период отсутствия роста	Литературный источник
Черное море	9	Январь—март	Воробьев [2]
Северное море	8	Декабрь—март	Хавинга [13]
Белое море	6	Ноябрь—апрель	Данные автора

Мидия обладает широкой экологической валентностью, это форма эвритермная, эвригалинная и эвриоксигенная. Разнообразие условий обитания сказывается на скорости роста, а прикрепленный образ жизни

моллюска позволяет с большей очевидностью выявить закономерные соотношения между средой обитания и ростом.

В табл. 3 приводятся данные по годовому приросту раковины у мидий из различных районов Белого моря. Скорость роста вычислялась на основании промеров годовых колец роста, отчетливо видимых на раковине мидий. По числу колец устанавливался возраст моллюсков. Для построения таблицы использовано 18 проб мидий, по 100 экземпляров каждая, в среднем с пятью промерами на каждом экземпляре, т. е. около 9000 промеров.

Из табл. 3 видно, что скорость роста находится в тесной зависимости от условий обитания и колеблется в широких пределах.

Останавливают на себе внимание некоторые общие закономерности роста мидии, как-то: наиболее пониженная скорость роста в скоплениях на грунте, в литоральной зоне, где моллюски вынуждены периодически прекращать жизнедеятельность во время отлива; сравнительно повышенные темпы роста в сублиторальной зоне и максимальное ускорение роста в некоторых особо благоприятных жизненных условиях.

Прирост за первый год жизни подвержен наиболее сильному колебанию (от 4 до 26 мм), так как на эту величину влияет, с одной стороны, время отрождения личинок, а с другой — условия среды, которые отражаются особенно резко на росте организма в ранних стадиях жизни.

Прирост за второй, третий, а иногда и четвертый год жизни в подавляющем

Таблица 3

Скорость роста беломорской мидии в различных условиях обитания (годовой прирост раковины в длину в мм)

Возраст в годах	Скопления на грунте									Скопления на зарослях водорослей				Скопления на разнообразном субстрате			
	Литораль					Сублитораль				Литораль			Сублитораль	Литораль			Сублитораль
														губа Чупа			
	Жижгинская банка	Красногорская	Лопшеньгская	о. Лесоватый	губа Гридина	Лопшеньгская	Яренгская	Гремяхинская	пролив Железные ворота	о. Лесоватый, на фукусах	о. Нерпичий, на аскофиллумах	Жижгинская, на анфельциях	Жижгинская, среди ламинарий	пороги	с затонувшей баржи	с грунта у баржи	со сваи пристани
1	6	6,5	4	5	8	8	8	10	7	8	6	7	9	9	**20**	**26**	15
2	6,5	8,0	8	10	9,5	8	10	12	10	**12**	**15**	8	9	**11**	19	20	**18**
3	**8,5**	8,5	7	**10,5**	**11,5**	7	**13**	**14**	11	7,5	11	8	**11**	7	5,5	4,5	11,5
4	6	7	7	4,5	6	**7**	9	10,5	**11,5**	6,5	4	7	9	6	—	—	4,5
5	4	5	5	—	4	5	5	5,0	5,0	4	—	6	5	3	—	—	3
6	4	—	5	—	4	5	4	—	4,5	—	—	4	5	2,5	—	—	—
7	—	—	3	—	4	5	—	—	4,0	—	—	3	—	—	—	—	—

числе проб последовательно увеличивается. Возрастающая скорость роста характеризует первый период жизни мидий, который заканчивается наступлением половозрелости.

В табл. 3 жирным шрифтом выделены цифры максимального годового прироста. Эта величина определяет окончание первого периода жизни и половое созревание организма.

После достижения половозрелости начинается второй период жизни. Вначале скорость роста в этот период резко замедляется, а затем более или менее равномерно снижается из года в год. Момент наступления половозрелости легко установить как при анализе роста — по резкому снижению темпа, так и непосредственно по «нерестовым маркам», отчетливо заметным на некоторых раковинах в виде серии тонких сближенных колец нарушения роста (см. рисунок).



Годовые (*а*) и нерестовые (*б*) кольца на раковине мидии

Данные по росту (табл. 3), подвергнутые дальнейшему анализу, показывают, что длительность первого периода жизни мидии, а вместе с тем и срок наступления половозрелости определяются скоростью дифференцировки, а не возрастом моллюсков (табл. 4).

Половозрелость наступает после первого года жизни у мидий теплых морей, а в Белом море только у тех мидий, которые обитают в исключительно благоприятных условиях, как это было обнаружено, например, в 1945 г. в губе Чупе. Здесь мидии были найдены на грунте у корпуса баржи, выброшенной на мель, и на самой барже, где они располагались гроздьями вокруг металлических болтов, скрепляющих судно.

Известно, что в присутствии металлов — меди, цинка и др. рост мидий значительно ускоряется (Зернов [4]). Только влиянием какого-то специфического фактора, стимулирующего рост, в данном случае влиянием металла, можно объяснить скорость роста у упомянутых мидий, которые по этому признаку резко отличаются от всех беломорский мидий и сходны с мидиями Черного и Средиземного морей (Воробьев [2]).

Половозрелость наступает после второго года жизни у тех беломорских мидий, которые живут в зарослях прибрежных водорослей — фукусов и аскофиллумов,— на сваях пристаней и на скалистых осушных порогах. Все эти разнообразные условия обитания сходны тем, что в конечном итоге, они более благоприятны для жизни мидий, нежели условия существования на грунте в литоральной зоне, где половозрелость наступает только после третьего года жизни.

По сравнению с литоральными банками мидиевые скопления в зарослях водорослей, на сваях и на скалистых порогах имеют два основных преимущества: изобилие придонных диатомовых и отсутствие вредного влияния минеральных частиц. Влияние этих двух факторов на рост мидий настолько велико, что их искусственное сочетание лежит в основе мировой практики культивирования мидий.

Таблица 4[1]

Продолжительность первого периода жизни и сроки наступления половозрелости у беломорской мидии (средний годовой прирост и длина раковины в мм)

Возраст в годах	Половозрелость наступает после											
	одного года жизни		двух лет				трех лет				четырех лет	
	Литораль		Литораль		Сублитораль		Литораль		Сублитораль		Сублитораль	
	прирост	размер	прирост	размер	прирост	размер	прирост	размер	прирост	размер	прирост	размер
1	**23**	**23**	8	8	15	15	6	6	9	9	7	7
2	19	42	**12**	**20**	**18**	**33**	8	14	10	19	9	16
3	5	47	8	28	10	43	**10**	**24**	**12**	**31**	9	25
4	—	—	6	34	9	52	4	28	9	40	**10**	**35**
5	—	—	—	—	—	—	4	32	5	45	5	40
6	—	—	—	.	—	—	4	36	4	49	4	44

[1] Жирным шрифтом даны максимальный годовой прирост и длина раковины в период наступления половозрелости.

Половозрелость наступает после третьего года жизни у огромного большинства беломорских мидий, живущих как на литоральных, так и на сублиторальных банках. Наступление половозрелости на четвертом году жизни может служить средним показателем для мидий Белого моря. Однако одна и та же продолжительность первого периода жизни на банках литорали и сублиторали отнюдь не указывает на сходство условий обитания, хотя бы только потому, что к моменту половозрелости литоральные мидии достигают 20—23 мм в длину, а сублиторальные — 30 мм и более. Из этого видно, что скорость роста мидий на литорали и в сублиторали различна, о чем подробнее будет сказано ниже.

Половозрелость наступает после четвертого года жизни у некоторых мидий, живущих на грунте в сублиторальной зоне в особо неблагоприятных условиях. Два случая наиболее продолжительного, четырехлетнего периода жизни до половозрелости относятся к мидиям, обитающим на банках с легко подвижным песчаным грунтом, к тому же при наличии сильных течений. Из них мидиевая банка, расположенная в проливе Железные ворота, как показало сопоставление исследований 1934 и 1943 гг., за девять лет оказалась наполовину погребенной под слоем песка, нанесенного течением. Вредное для существования мидиевых банок влияние песка в зоне сильных течений хорошо известно, но влияние этого фактора на физиологию моллюсков еще не изучено.

Итак, в зависимости от условий обитания, которые влияют на скорость роста и формирование организма, окончание первого периода жизни — периода интенсивного роста — и наступление половой зрелости у беломорской мидии могут происходить в различные сроки, от одного до четырех лет. Однако, несмотря на различную длительность первого периода жизни, к концу его мидии достигают всегда какого-то определенного линейного размера, видимо наследственно закрепленного.

Сумма годового прироста за первый период жизни приводится в табл. 5.

Как видно из табл. 5, вне зависимости от продолжительности первого периода жизни, мидии, живущие на литорали, начинают размножение по достижении в длину 20—24 мм, а обитающие в сублиторали — по достижении в длину 31—39 мм.

Колебание линейных размеров при достижении половой зрелости у литоральных и сублиторальных мидий показывает на существенные отличия условий обитания в двух сравниваемых морских зонах.

Известно, что на формирование и созревание половых продуктов у животных большое влияние оказывает температура среды [9]. По характеру сезонного хода температуры и по тепловому балансу вод литоральная и сублиторальная зоны значительно отличаются друг от друга. В литорали наблюдается резкая сезонная смена температуры и

Таблица 5

Величина годового прироста за первый период жизни на литорали и в сублиторали у беломорских мидий (в мм)

	Средние линейные размеры в мм	
	Литораль	Сублитораль
После одного года жизни	23	—
» двух лет	20	33
» трех »	24	31
» четырех лет	—	35—39

более высокий тепловой баланс, в связи с летним прогревом вод под непосредственным воздействием инсоляции. В сублиторали сезонная смена температуры выражена менее резко, но вместе с тем и тепловой баланс вод менее высокий, нежели на литорали.

Помимо температуры, возможно влияние и других факторов на линейные размеры литоральных и сублиторальных мидий, например состава пищи и пр. Разница в линейных размерах половозрелых литоральных и сублиторальных мидий объясняется именно влиянием условий среды, так как планктонные личинки тех и других мидий разносятся течением на большие расстояния и молодые молюски, в зависимости от случайных причин, могут поселиться в той или другой зоне моря.

Сравнивая рост беломорских мидий и мидий умеренных и теплых морей, следует отметить, наряду с общностью основных закономерностей роста и развития, большое отличие в скорости роста и формирования организма. Разнообразие жизненных условий в умеренных и теплых морях, так же как и в Белом море (табл. 3), вызывает широкие колебания скорости роста у мидий. Условия, способствующие ускоренному росту мидий, достаточно хорошо известны, и на этом основано культивирование ее.

Табл. 6 дает общее представление о скорости роста мидий на естественных банках в разных морях.

Таблица 6

Рост мидий на естественных банках в разных морях

Район обследования	Период роста для достижения 50 мм в длину (в годах)	Литературный источник
Черное море, Новороссийская бухта	1	Воробьев [2]
Побережье Франции	1,5	Филд [12]
Атлантическое побережье Северной Америки	2	» [12]
Белое море: сублитораль	5	Данные автора
Белое море: литораль	8	» »

В арктических условиях Белого моря период роста для достижения 50 мм в длину увеличивается до максимальных пределов. Это объясняется, помимо пониженной скорости роста, также и сокращенным вегетативным периодом у беломорской мидии (табл. 2).

Рост мидий, как на естественных, так и на искусственных банках, происходит с различной скоростью в разных морях, в зависимости от

климата моря, от теплового баланса его вод, от развития в нем планктонной и придонной растительности, что определяет обилие пищи, от режима вод и прочих условий, связанных с климатическими особенностями водоема. Из табл. 6 видно, что холодные моря обладают наименее благоприятным комплексом условий для роста и развития мидии — формы бореального происхождения.

Насколько замедляются процессы роста у беломорской мидии, видно из табл. 7 и 8.

Таблица 7

Скорость роста мидий в течение первого года жизни в разных морях (длина раковины в мм)

Возраст (месяцы)	Черное море, Новороссийская бухта (по Воробьеву [2])	Северное море, сев. часть Зюдерзее (по Хавинга [13, 14])	Атлантическое побережье Северной Америки и Вудсхол (по Филду [12])	Белое море, Летний берег, сублитораль (данные автора)
1	2—7	6	—	—
2	6—19	10	—	—
4	23—37	20	19	—
В среднем за месяц первого года жизни	6,2	—	4,7	2,1

По сравнению с черноморской мидией беломорская в первый год жизни растет почти в три раза медленнее.

В последующие годы жизни разница в скорости роста беломорской и черноморской мидий относительно уменьшается за счет удлинения у беломорской мидии первого периода жизни — периода интенсивного роста. Интенсивный рост заканчивается и половозрелость наступает у беломорской мидии на четвертом году (табл. 4), а у черноморской — на втором году жизни.

Таблица 8

Скорость роста мидий в разных морях в последующий период жизни (1—5 лет) (длина раковины в мм)

Возраст (годы)	Черное море (Водяницкий по Воробьеву [2])		Северное море, сев. часть Зюдерзее (по Хавинга [13])	Белое море, Летний берег, сублитораль (данные автора)
	Тендра	Днепро-Бугский лиман		
1	—	11—40	до 30	4—13
2	42—50	40—64	55—60	11—27
3	60—75	65—73	75	21—38
4	70—84	—	—	30—48
5	—	—	—	35—53

Длительность интенсивного роста и сроки наступления половозрелости закономерно изменяются у мидий при переходе от теплых морей к арктическим (табл. 9).

Интересно отметить, что мидии умеренных и теплых морей, например Черного (Воробьев [2]), несмотря на резкие отличия в интенсивности роста и скорости полового созревания, начинают размножение при линейных размерах, сходных с размерами беломорских мидий, а именно при длине раковины от 24 до 40 мм.

Трамс (Trahms [16]) указывает на наличие на балтийском побережье скоплений карликовых мидий (до 16 мм в длину), живущих в

условиях скудного питания и распреснения (6.5‰), у которых отсутствует размножение. Поселения карликовых мидий пополняются за счет личинок, приносимых течениями.

Таблица 9

Период интенсивного роста и время наступления половозрелости у мидий в разных морях

Район обследования	Продолжительность периода интенсивного роста в годах	Время наступления половозрелости	Литературный источник
Черное море	1	2-й год	Воробьев [2]
Северное море	2	3-й »	Хавинга [13]
Атлантическое побережье Северной Америки	2	3-й »	Филд [12]
Белое море	3	4-й »	Данные автора

Время размножения мидии зависит от климатических условий. В Белом море мидия размножается главным образом в июне-июле, т. е. в самые теплые месяцы года. В теплых морях, например в Черном, половозрелые мидии встречаются круглый год, но массовый период размножения приходится также на самое теплое время года — июль — сентябрь. Общая продолжительность периода размножения мидии в разных морях приводится в табл. 10.

Таблица 10

Продолжительность периода размножения мидий в разных морях

Район обследования	Время размножения	Длительность периода размножения (месяцев)	Литературный источник
Черное море	Февраль—октябрь	9	Воробьев [2]
Побережье Дании	Май—сентябрь	5	» [2]
Атлантическое побережье Северной Америки	Июль—август	3	Филд [11]
Белое море	Июнь—август	2,5	Данные автора

Период размножения и развития личинок у мидии сокращается в более холодных морях и имеет наименьшую продолжительность в арктических водах. Наступление половозрелости и период размножения сопряжены у мидий с резким замедлением роста, как упомянуто выше.

От скорости роста зависят предельные размеры тела и форма раковины. Раковины крупных взрослых мидий из теплых и арктических вод легко отличить по форме. Если за высоту раковины условно принять расстояние между спинным и брюшным краями створок, то раковины из теплых морей выглядят всегда значительно более высокими. Рост раковины происходит неравномерно. В первый период жизни (до половозрелости) раковина прирастает в длину больше, чем в высоту. У половозрелых особей, при затухающем росте, наоборот, преобладает прирост раковины в высоту. За трехлетний период до половозрелости у беломорской мидии формируется длинная и низкая раковина. В последующие годы общая величина прироста тела настолько снижается, что уже не может заметно сказаться на увеличении раковины в высоту.

Предельные размеры раковины мидии при переходе из теплых морей в арктические закономерно уменьшаются (табл. 11).

В Чешской губе и в открытой части Баренцова моря — в погранич-

ных арктических районах массового поселения мидии — размеры ее несколько меньше, нежели в Белом море.

При замедленных процессах роста и развития, позднем наступлении половозрелости, сокращенном годовом вегетативном периоде, укороченном периоде размножения — естественной компенсацией для вида служит бо́льшая продолжительность жизни, что и наблюдается у беломорской мидии (табл. 12).

Таблица 11

Предельные размеры раковины у мидий в разных морях

Район обследования	Длина раковины в мм	Литературный источник
Черное море	140	Милашевич [7]
Атлантическое побережье Северной Америки	128	Филд [11]
Кильская бухта	114	Брандт (Brandt [10])
Побережье Зюдерзее	91	Хавинга [13]
Побережье Белого моря	82	Данные автора
Баренцово море: Чешская губа	80	Гурьянова [3]
Баренцово море: Открытая часть	75.5	Месяцев [6]

Таблица 12

Продолжительность жизни мидии в разных морях

Район обследования	Предельный возраст в годах	Литературный источник
Черное море	4—5	Воробьев [2]
Северное море	6—7	Хавинга [13]
Белое море (сублитораль)	9—10	Данные автора

Только глубокие изменения в биологии и колоссальная плодовитость (до 75 млн. яиц в год — Филд [12]) обеспечивают существование бореального, по происхождению, вида Mytilus edulis L. в арктических условиях, у границы ареала его распространения.

Выводы

1. По сравнению с мидиями умеренных и теплых морей у беломорских мидий скорость роста замедленная (табл. 7, 8), половое созревание запоздалое (табл. 9), период размножения и развития личинок укороченный (табл. 10), предельные размеры тела уменьшенные (табл. 11) и продолжительность жизни увеличенная (табл. 12).

2. Распространение массовых скоплений вида — мидиевых банок, ограниченное во всем ареале обитания мелкими прибрежными водами, в Белом море еще более сокращено и плотность населения их уменьшенная (табл. 9).

3. Все эти изменения в биологии вида возрастают при переходе из бореальных вод в арктические и достигают крайнего предела в арктических условиях Белого моря, у границы ареала распространения вида.

4. Существование вида в Белом море облегчается тем, что здесь численность пищевых конкурентов, паразитов и врагов меньше, чем в умеренных и теплых морях.

5. Мидия — форма эвритермная, эвригалинная, эвриоксигенная; она обладает высоким биотическим потенциалом и широкой экологической валентностью (табл. 3, 4).

6. Изменения в биологии беломорских мидий можно рассматривать как результат приспособления их к арктическому режиму Белого моря.

7. С термическим режимом водоема, как выяснено, тесно связаны продолжительность годового вегетативного периода (табл. 2), сроки размножения и развития личинок, теплого периода, когда имеется в изобилии пища и пр. Все это в свою очередь влияет на распространение мидий, скорость их роста и продуктивность.

8. В сублиторальной зоне моря у беломорских мидий половая зрелость наступает при таких же линейных размерах тела, как и у мидий теплых морей. Однако в силу различной скорости роста черноморские мидии становятся половозрелыми в возрасте одного года, мидии умеренных морей в возрасте двух лет, а беломорские — в возрасте трех лет.

9. Изменения в биологии беломорской мидии аналогичны тем изменениям, которые известны для бореальной креветки Pandalus borealis Kr. в арктических водах Баренцова моря (Паленичко [8]).

Литература

1. Васнецов В. В., Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых, Зоологический журнал, т. XIII, вып. 3, 1936.— 2. Воробьев В. П., Мидии Черного моря, Тр. Азовско-Черном. н.-и. ин-та рыбн., хоз-ва и океанограф., вып. 11, 1938.— 3. Гурьянова Е. Ф., К вопросу о составе и распределении бентоса Чешской губы, Тр. Ин-та по изуч. Севера, вып. 43, 1929.— 4. Зернов С. А., К вопросу об изучении жизни Черного моря, Зап. АН, т. XXXII, № 1, 1913.— 5. Зернов С. А., Общая гидробиология, Биомедгиз, 1934.— 6. Месяцев И. И., Моллюски Баренцова моря, Тр. Гос. океанограф. ин-та, т. I, вып 1, 1931.— 7. Милашевич К. О., Моллюски Черного и Азовского морей, Фауна России, т. I, 1916.— 8. Паленичко З. Г., Распространение и биология креветки Pandalus borealis Kr. в Баренцовом море, Зоологический журнал, т. XX, вып. 3, 1941.— 9. Паленичко З. Г., Сборн. «Рост животных», 1935.— 10. Brandt K., Die Fauna der Ostsee, insbesondere die der Kieler Bucht, Verh. Dtsch. Zool. Ges., 7, 1897.— 11. Field J., The food value of sea mussels, Bull. of the U. S. Bur. of Fisher., vol. XXIX, 1909.— 12. Field J., Biology and economic value of the mussel Mytilus edulis, Bull. of the U. S. Bur. of Fisher., vol. XXXVIII, 1921 — 22. Washington, 1923.— 13. Havinga B., Krebse und Weichtiere, Handb. d. Seefisch. Nordeuropas, Bd. III, H. 2, 1929.— 14. Havinga B., Austern und Muschelkultur, Handb. d. Seefisch. Nordeuropas, Bd. XIII, H. 1, 1932.— 15. Kjarboll G., Die Pfahlmuschellfischerei in Schleswig-Holstein einst und jetzt, Fischerbote, XX, 1928.— 16. Trahms O., Die Grössen- und Kalkreduktion bei Mytilus edulis in Rügenschen Binnengewässern, Z. f. Morph. und Ökol. der Tiere, Bd. 35, H. 2, 1939.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 5

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БЕНТОСА В ДЕЛЬТЕ ДНЕПРА

Ф. Д. МОРДУХАЙ-БОЛТОВСКОЙ

Кафедра зоологии беспозвоночных Ростовского н/Д. государственного университета

Донная фауна дельты Днепра до сих пор оставалась совершенно не исследованной. Все опубликованные гидробиологические исследования по низовьям Днепра относятся к участкам реки, лежащим выше дельты, отчасти к Днепровскому лиману, и представляют собой фаунистические работы, обычно без каких-либо количественных данных; в некоторых из этих работ лишь вскользь упоминается о нахождении отдельных видов животных в водоемах дельты. Поэтому мне представляется целесообразным опубликовать результаты количественных исследований бентоса, которые мне удалось выполнить в днепровской дельте летом 1945 г.

1. Материал и методика

Материалом для настоящей работы послужили сборы дночерпателя Экмана — Берджа малой модели (с площадью захвата 0,02 м²), выполненные на 72 станциях, расположенных по всей дельте. Вследствие недостатка оборудования пришлось ограничиться обычной «дночерпательной методикой» со всеми ее недостатками, оставив неисследованным микробентос. Пробы грунта промывались в сите типа Лундбека из шелкового газа № 4 (23), фиксировались 4% формалином.

При выделении биоценозов я руководствовался в основном определенными комбинациями условий среды, которые для бентоса дельт сводятся в своем внешнем, так сказать, выражении главным образом к типу водоема, зоне (вертикальной) и характеру грунта. Для получения характеристики состава и количественных соотношений видов в биоценозе выводились средние по данным всех станций, сделанных в однородных условиях, т. е. в одном биотопе. Хотя главным признаком биоценоза следует считать руководящие формы, а его границами — границы их доминирования [15, 35], надо учитывать, что малый дночерпатель несовершенен для учета многих крупных, в том числе руководящих, форм. Конечно, это говорит о неточности количественных характеристик по дночерпателю. Недостатки этого прибора хорошо известны, и я не сомневаюсь, что для полного учета донной фауны по методу квадратов-площадок одного универсального инструмента не может быть. Тем не менее и сборы даже одного дночерпателя представляют большую ценность. Для макробентоса (а особенно инфауны) илистых и песчаных грунтов, преобладающих в дельтах, они являются пока единственным методом учета, достоинства которого прекрасно показаны Зенкевичем [6] и который может быть улучшен усовершенствованиями [14].

В общем границы выделенных в дельте типов биотопов достаточно хорошо совпадают с границами доминирования определенных форм, и несовпадения можно отнести за счет или неточности методики, или происходящих на наших глазах явлений сукцессии.

Для характеристики структуры биоценозов я нахожу наиболее удобным следовать методике, разработанной Зенкевичем [6, 12] и заключающейся в том, что определение роли, значимости отдельных видов производится путем комбинирования их показателей встречаемости (p) и обилия, выраженного в средней биомассе (b), в один индекс bp (или $\sqrt{bp}$). По величине последнего выделяются виды руководящие (с высокой биомассой и встречаемостью), характерные и второстепенные. В своей работе по дельте Дона [23] я постарался показать, что вследствие значительно меньших (обычно не более чем от 4—5 до 100%) колебаний показателя встречаемости, чем колебания средней биомассы видов (от миллиграммов до килограммов), влияние последней на величину индексов чрезмерно — в руководящие попадают все крупные виды, в том числе и очень редкие, что противоречит их ведущей роли; поэтому следует уменьшить колебания био-

массы извлечением из нее корня, т. е. применять индекс $p\sqrt{b}$ (присоединение для этой цели еще показателя числового обилия, как предлагает Арнольди [2], вводящий индекс $(\sqrt{ab})\,p$, представляется мне нецелесообразным). Затем я полагаю, что наименование разных категорий видов следует изменить в сторону приближения к общепринятым экологическим и называть руководящие виды доминантами, характерные — субдоминантами, а индекс плотности — «индексом доминирования». Выражение «характерные» логичнее, по-моему, применять к тем видам, которые составляют исключительную принадлежность биоценоза («специфические» виды Фредерикса [30]). Из других показателей имеет значение постоянство вида, определяемое при нашей методике встречаемостью (Морозова-Водяницкая [25], следуя фитоценологам, различает эти два понятия): «константы» с высокой встречаемостью (выше 75%), несомненно, имеют важное значение в биоценозе, особенно если в других биоценозах их встречаемость низка (специфические константы, по Ласточкину [17]). Эти четыре группы видов составляют ядро биоценоза.

Преимущества методики Зенкевича заключаются в том, что она дает возможность показать зависимость от условий среды не только видового состава, но и количественного соотношения видов, что во многих случаях является важнейшим признаком вследствие высокого коэффициента общности биоценозов. Возможно, что соотношение видов в биоценозе и выделение доминирующих по индексам $p\sqrt{n}$ не всегда правильно; ошибки могут проистекать от несовершенства дночерпателя и его малых размеров, сказывающихся особенно на крупных моллюсках (в среднем их роль преуменьшается). Однако в общем этот принцип, несомненно, лучше (ошибки могут быть уменьшены усовершенствованием дночерпателя и увеличением его площади и числа проб), чем выделение доминирующих видов по одному числовому обилию, как это принято многими американскими экологами или Ласточкиным [17, 19, 20]. У Ласточкина вследствие этого руководящими формами почти всех биоценозов неизбежно оказываются формы микробентоса, количественный учет которого им производился. Конечно, роль микробентоса в реках, особенно на песках, значительна и учет его необходим, но следует подчеркнуть, что биомасса его составляет не более 10—15% общей биомассы бентоса, даже за вычетом крупных моллюсков [20, 27].

Как правило, руководящие формы, или доминанты, в биоценозах дельт немногочисленны — один-три вида; обычно они резко выделяются среди населения. Повидимому, это относится ко всем донным биоценозам, так как то же наблюдается и в Азовском море (М.-Болтовской [22]), и даже в чрезвычайно богатых видами биоценозах Баренцова моря, где руководящих форм обычно одна-три, редко четыре-пять (Броцкая и Зенкевич [6]). Но значение доминантов в жизни биоценоза не всегда ясно, и лишь некоторые из них могут считаться несомненными инфлюентами (влиятельными) и эдификаторами («строителями» биоценоза). В том биоценозе, где данный вид является доминантом, он находит оптимальные условия и дает наибольшее обилие. Наличие одной или нескольких доминантных форм, имеющих в данных условиях максимальную биомассу, и группы видов с высокой встречаемостью (константных) является, по-моему, признаком сложившегося биоценоза. В некоторых случаях биоценозы как бы лишены резко выделяющихся среди населения доминантов; это биоценозы, в которых нет видов, приспособленных именно к данному биотопу, так как последний представляет собой или неустойчивую, или крайне неблагоприятную вообще для донной фауны среду.

Биоценозы принято именовать по руководящим формам (доминантам); я полагаю, что, следуя Ласточкину [20], можно и для гидрофауны применять обозначения, принятые фитоценологами, называя, например, биоценоз дрейссены «Dreissenetum», а с указанием и субдоминантов — корофиид — «Dr. corophiosum».

2. Основные донные биоценозы дельты Днепра

Дельта Днепра была подробно описана Сыроватским [28]. Она представляет собой небольшую дельту нарастания, начинающуюся с отделения реки (рукава) Кошевой у г. Херсона. Ниже по течению все рукава вновь сливаются в одно русло Днепра. Этот участок отделяет Верхнюю дельту от Нижней, где Днепр опять дробится на рукава, в свою очередь разделяющиеся и впадающие в лиман многими «гирлами». Среди рукавов, т. е. речных водоемов дельты, четыре-пять более крупных «основных» и многочисленные второстепенные.

Кроме рек, в состав дельты входит множество озерообразных водоемов, среди которых можно найти все переходы от крупных, еще не вполне обособленных от лимана, заливов, до маленьких заросших озер типа умирающих пойменных водоемов. Озеры связаны с рукавами узкими протоками — ериками.

Передний край дельты интенсивно нарастает в сторону лимана. Хотя данные Крендовского [16] о скорости нарастания (7,5 км в столе-

тие) преувеличены, она должна быть относительно очень высокой вследствие мощного стока Днепра и узости дельты. Гидрологический режим дельты Днепра не изучен. Как и большинство дельт, она отличается изменчивостью скоростей течения не только по сезонам, но и в связи с ветрами, вызывающими сгонно-нагонные колебания. С гидрохимической стороны водоемы дельты однообразны и содержат совершенно пресную воду; лишь при сильных меженных нагонах происходит кратковременное осолонение низовьев дельты — видимо, не превосходящее 0,5—1‰ Cl.

Речные водоемы дельты — рукава. Основные рукава дельты представляют собой крупные реки с ясно выраженным течением. Наиболее мощен участок реки, соединяющий обе половины дельты. Дно основных рукавов покрыто песчаными и илисто-песчаными грунтами; местами, особенно у чарватера (в связи с дноуглубительными работами) встречаются обнажения глин, а в нижних частях Верхней дельты проходит полоса каменистых грунтов. Во второстепенных рукавах глубины меньше, в связи с понижением скоростей преобладают песчано-илистые и илистые грунты. Почти все рукава имеют ясно выраженную вертикальную зональность, позволяющую различать заросшую макрофитами прибрежную зону — рипаль и срединную зону — медиаль (термины Жадина [9]); но промежуточная между ними «зона свала» — субрипаль — обнаруживается редко, лишь в некоторых участках основных рукавов.

В медиали, занимающей в общем не менее 9/10 площади рукавов, можно выделить следующие биоценозы (состав и количественные показатели для всех биоценозов приведены в таблице).

Биоценоз дрейссены — Dr. (Dreissenetum) — обнаружен на каменистых грунтах, встречающихся только в нижних частях рукавов Верхней дельты (область прохождения кристалллического массива), всего на четырех станциях. Неприменимость дночерпателя для количественного учета фауны камней не позволяет считать полученные для него цифры сколько-нибудь достоверными. Однако едва ли можно сомневаться в том, что доминантом является дрейссена, за которой следуют корофииды (особенно C. robustum). До 99% биомассы дают каспийские реликтовые формы, особенно на чистых незаиленных камнях, где есть также ряд характерных для биоценоза литофильных[1] видов (Chaetogam. placidus, Jaera sarsi и др.). Примесь пелофильных видов (унионид, хирономид, олигохет) — за счет проб, взятых на камнях с илом. Очень высокая биомасса биоценоза (более 1 кг/м²) обусловлена массовым развитием дрейссены (на одной станции 2,7 кг/м²).

Биоценоз корофиид — Cor. (Corophietum) — встречается исключительно на корофиидных грунтах в основных рукавах. Корофиидный грунт, описанный впервые для Днепра Белингом [3], возникает, как правило, на глинах (чистой глины в дельте вообще не встречается), представляющих основу для поселения корофиид, которые образуют на них рыхлую губчатую массу, состоящую из илистых частиц, склеенных в трубочки, и поэтому не размывающуюся, т. е. имеющую свойства стабильного субстрата. Фауна этих грунтов богата. Во главе биоценоза стоят два доминирующих вида корофиид (C. chelicorne, C. sowinskyi[2]); другие два относятся к числу субдоминантов, которых всего четыре. Все корофииды в сумме дают более 85% общей биомассы и размножаются в массах, давая максимальные для всей дельты цифры (до 89 250 г и 60 760 особей). Характерным видом в этом биоценозе

[1] Применяя эту терминологию, выражающую отношение видов к грунту [26, 9], я нахожу целесообразным обитателей камней и песков называть просто лито- и псаммофилами (без приставки «рео»).

[2] C. sowinskyi Mart. = C. curvispinum auctorum.

является часто встречающаяся здесь турбеллярия из триклад (ближе не определенный каспийский вид). Четко оформленная доминирующая группа видов и обилие констант говорят о том, что мы имеем здесь дело с хорошо сформированным биоценозом, главные виды которого являются инфлюентами и в буквальном смысле эдификаторами, так как своей деятельностью сами создают специфический биотоп, оказывая резкое влияние на все население (в частности, почти не допуская моллюсков).

Биоценоз амфипод — Amph. (Amphipodetum) — распространен на чисто песчаных грунтах, только в основных рукавах; по данным девяти станций на глубинах от 4,5 до 25,5 м он количественно крайне беден (менее 2 г в среднем), причем до 80% биомассы дают каспийские амфиподы. Некоторые (Stenogammarus compressus, Pontog. sarsi, отчасти Niphargoides corpulentus) — характерные для биоценоза псаммофилы, хорошие индикаторы чистого песка; из них Stenogamm. compressus относится к доминантам, хотя количественно все же на первом месте стоит эвриэдафичный Coroph. sowinskyi. Драгажные сборы говорят также о значительной роли в этом биоценозе мизид (Paramysis kessleri-sarsi, P. intermedia).

Биоценоз тубифицид (и корофиид) — Tb. (+ Cor.) (Limnodriletum) — широко распространен во всех рукавах и характеризуется данными 16 станций на глубинах от 2,9 до 8,2 м. В целом он значительно богаче, чем предыдущий, но по составу пестр и носит промежуточный характер, что соответствует неустойчивости и неоднородности грунтов, представляющих разные степени заиления — от песка с примесью ила до песчанистых илов. Вследствие этого ясно выраженных доминантов нет, но преобладающими являются уже формы пелофильные — тубифициды, хотя все корофииды в целом им не уступают (индекс — 68). Среди второстепенных форм есть и характерные виды из каспийцев.

Биоценоз унионид — дрейссен — Un. — Dr. (Unietum — Dreissenetum) — развивается на илах в медиали некоторых второстепенных рукавов, а также в субрипали, встречающейся местами в основных рукавах в виде узкой полосы ила на глубинах обычно 3—5 м, сразу за нижним краем рипали. На всех восьми станциях, относящихся к этому биоценозу, грунт представляет собою серый «речной» (окисленный)) ил с большей или меньшей примесью ракуши, иногда песка и грубых растительных остатков. Показатели встречаемости для дрейссены и особенно унионид (Unio tumidus, U. pictorum, реже Anodonta) безусловно понижены (что доказывается и сборами драг), поэтому руководящая роль этих форм несомненна. Хотя в этом биоценозе по биомассе пробладают пелофилы (униониды, олигохеты), в большом количестве развиваются и формы преимущественно жестких субстратов (дрейссена, корофиды), так как при наступившей постоянной стабилизации грунта он содержит вместе с тем необходимые для таких форм включения; на них дрейссена образует большие местные скопления.

Рипальная зона в рукавах дельты Днепра занимает прибрежье до глубины 2—2,5 м и встречается почти на всем протяжении рукавов. Обычно она представляет собою узкую (метров 5—10 шириной, а часто и менее) полосу илистого или илисто-песчаного грунта, поросшего зарослями рдестов, особенно Potamogeton perfoliatus, а также урути, стрелолиста и растений с плавающими листьями. Верхние, примыкающие к берегу, горизонты рипали (до 0,5—0,7 м глубины), как правило, зарастают (как и берега) жесткой растительностью, особенно «камышом» (Phragmites). Дночерпательные сборы в рипали, сделанные на 14 станциях на глубинах между 0,5—0,7 и 2,0—2,5 м (зона камышей не исследовалась), дают картину одного богатого биоценоза унио-

нид — гастропод. Доминантом в нем оказываются униониды, или, точнее, род Unio, преимущественно U. tumidus (Anodonta редка), т. е. виды пелореофильные; субдоминантами — вивипара и виды Melanopsis, т. е. преимущественно фитореофилы; среди остального состава населения также есть обе эти группы; каспийских видов мало. Несомненно, что приведенная характеристика относится к двум биоценозам, которые дночерпательные пробы смешивают: заиленное дно рипали представляет нижний ярус, а листья и стебли макрофитов — верхний ярус. В целях разграничения этих биоценозов я произвел в некоторых местах примитивный количественный учет фауны, живущей на растениях.

Опуская детали, можно сказать, что в гастроподовом биоценозе зарослей (Potamogetonetum и Nymphaetum, по Буту [7], руководящую роль играют неритины — Theodoxus fluviatilis — с примесью других видов этого рода,[3] за ними следуют вивипары и Melanopsis esperi, много также Bithynia, легочных гастропод и других фитофилов; однако общая биомасса под 1 м² воды составляет всего около 100 г. Биоценозы зарослей вообще вовсе не так богаты по биомассе, как кажется на первый взгляд, и часто уступают в этом отношении донным (то же и в дельте Волги — Чугунов [31], Идельсон [13]).

Дно рипали заселяет биоценоз унионид (Un.), которые здесь доминируют; субдоминантами являются вивипары и Melanopsis acicularis (M. esperi на дне мало), за ними следуют Lithoglyphus и олигохеты; общая биомасса более 350 г. Таким образом, суммарная биомасса рипали превосходит 450 г, т. е. выше приведенной по дночерпателю цифры (422, 8 г). Естественно, что вследствие близкого контакта двух биоценозов они разграничены нередко даже в период максимального развития растительности, а тем более осенью, когда с ее отмиранием фитофильная фауна должна или погибать, или переходить на дно.

Стоячие водоемы дельты. К стоячим водоемам относятся не только озера, но и затоны рукавов и соединяющие их с озерами ерики. В затонах и ериках, а также в ямах некоторых маленьких рукавов отлагаются вязкие, почти черные илы, которые глубже зоны зарослей заселены биоценозом тубифицид — Tb. (Limnodriletum), но иного состава, чем на илисто-песчаном дне. По четырем станциям (на глубинах 3,5—5,8 м) его фауна состоит исключительно из пелофилов стоячих вод, среди которых доминируют тубифициды (виды Limnodrilus и Tubifex;) много Sphaeriidae и личинок Chironomus; биомасса не высока (40,3 г).

Озера дельты все очень мелководны; их дно покрыто толстым слоем черного вязкого ила с примесью ракуши, поросшего густыми зарослями макрофитов, чаще всего роголиста (Ceratophyllum), но нередко и других форм; берега зарастают камышами (Phragmites) и рогозом (Typha), перед которыми обычно лежит зона растений с плавающими листьями — кувшинковых, водяного ореха (Trapa natans) и др.

В некоторых местах более крупных озер располагаются пятна почти не заиленного ракушечника с более редкими зарослями, видимо соответствующего районам постоянных течений (или прибоя). Здесь развивается биоценоз дрейссены, пока очень слабо изученный (только две дночерпательные станции), но несомненно богатый (средняя биомасса 472,4 г). При совпадении руководящего вида фауна отличается от дрейссенового биоценоза рукавов отсутствием корофиид и обилием гастропод (особенно вивипары) и различных фито-литофильных форм (хирономиды, амфиподы и др.); повидимому, некоторые из них должны считаться «остракофилами» (т. . специальными обитателями ракушечника — например, Amathillina cristata). Остальная часть площади

---

[3] Виды Theod. fluviatilis, Th. danubialis и Th. transversalis, по-моему, представляют собой единый conspecies, так как незаметно переходят друг в друга и не могут быть резко разграничены.

озер заселена фауной, которая по дночерпательным сборам определяется как биоценоз вивипар — Viv. (Viviparetum). Доминантом оказывается вивипара, благодаря массовым, хотя и разреженным, скоплениям. Это, конечно, тоже двухъярусный биоценоз.

Верхний ярус — тоже гастроподовый биоценоз зарослей; с учетом различных «качественных» сборов можно считать, что здесь на первом месте — переднежаберные Valvata, Bithynia, Viviparus, затем легочные (Physa fontinalis, виды Planorbis и Amathillina); кроме того, к нему относятся пиявки, разные насекомые и только два вида каспийских ракообразных (Limnomysis benedeni и Amathillina). Его биомасса во всяком случае выше 100 г.

Нижний ярус — хирономусовый биоценоз (Ch.) илистого дна; здесь доминанты — личинки Chironomus; много тубифицид и Sphaeriidae; средняя биомасса всего около 5 г.

Таким образом, в озерах, в противоположность рипали, донный биоценоз чрезвычайно беден; по своему составу он настолько близок к биоценозу темных илов рукавов и ериков (хотя гораздо беднее его), что их можно рассматривать как модификации одного тубифицидно-хирономусового (Tb.— Ch.) биоценоза.

В озерах наблюдается, по сравнению с рипалью, выпадение большинства речных форм (пело- и фитореофилов — унионид, меланопсисов, неритин).

Большинство ериков, кроме более глубоких плесов, по грунтам и зарослям очень сходно с озерами (в них также есть проточные участки с размытым ракушечником) и заселено фауной близкого характера.

Мелкие пойменные водоемы, отрезанные от речных систем дельты, с которой сообщаются лишь краткое время в период паводка, количественно исследованы не были. Наблюдения за одним таким водоемом («Веревчина балка», в 1,5 км от рукава Кошевая) показали, что его фауна тоже характеризуется преобладанием гастропод, но уже только лимнофильных: речная вивипара заменяется Viviparus contectus, очень много битиний (B. tentaculata) и особенно легочных — крупных Limnaea stagnalis, Planorbis corneus. Характерно полное исчезновение всех каспийских форм и появление чисто пресноводных Asellus и Rivulogammarus (найдена и Synurella). Илистое дно имеет сходное с озерным население. Повидимому, биомасса фауны, населяющей заросли, выше, чем в озерах (крупные моллюски и насекомые).

3. Общие закономерности в распределении бентоса

Итак, в дельте Днепра намечается восемь биоценозов, ясно отличающихся друг от друга доминантами и составом населения. Их можно расположить в один ряд по изменению главного фактора среды, определяющего состав бентоса,— грунта, характер которого обуславливается в основном скоростью течения:

							<	Un.—Dr. серые илы	—	Tb. (—Ch.) черные илы
Dr. камни	—	Cor. глины	—	Amph. пески	—	Tb. (+Cor.) ил—пески				
							<	Un.—Viv. рипаль	—	Viv. озера

На последних ступенях этого ряда, т. е. при низких скоростях, на мелководьях в связи с развитием зарослей возникают сложные биоценозы, нижний ярус которых (Un. в рипали, Ch. в озерах) близок к соответствующим биоценозам более глубоких вод. Последним звеном нашего ряда являются биоценозы стоячих пойменных водоемов (лишь краткое время в половодье получающих проточность), по которым количественной характеристики не имеется.

Дельта относится к речным системам водоемов, жизнь которых прекрасно описана в книге Жадина [9], представляющей собою единственное руководство по биологии рек. Жадин дает систему биоценозов речного бентоса, в которую укладываются и члены вышеприведенного

Основные донные биоценозы дельты Днепра[4]

Биоценозы	Dreissen.		Coroph.		Amphip.		Tubif. (+Cor.)		Unio- Dreiss.		Unio–Gastr.		Tubif. (–Chir.)		Vivip.	
Биотоп	камни		короф. грунт		песок		ил–песок		серый ил		рипаль		черный ил		озера; ил	
Виды и группы	b	p	b	$p\sqrt{b}$	b	$p\sqrt{b}$	b	$p\sqrt{b}$	b	$p\sqrt{b}$	b	$p\sqrt{b}$	b	p	b	$p\sqrt{b}$
Dreissena polymorpha	985,16	100	—	—	—	—	—	—	141,05	452	7,72	81	—	—	0,13	—
Unionidae	4,69	—	—	—	—	—	6,72	49	365,47	478	250,83	676	—	—	—	—
Sphaeriidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,49	—	12,98	75	1,93	—
Monodacna colorata	—	—	0,44	—	—	—	9,33	38	6,94	66	—	—	—	—	—	—
Viviparus viviparus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	83,04	455	—	—	98,86	378
Melanopsis acic., M. esperi	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	56,60	480	—	—	—	—
Theodoxus fluviatilis	0,38	—	—	—	—	—	0,06	—	—	—	5,25	147	—	—	—	—
Lithoglyphus naticoides	—	—	—	—	—	—	0,17	—	—	—	7,24	135	—	—	—	—
Bithynia tentaculata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,18	—	—	—	0,86	—
Corophium sowinskyi	0,45	—	12,12	348	0,73	76	0,24	40	0,60	—	0,58	—	—	—	—	—
Cor. robustum	3,53	100	3,91	198	0,03	—	0,03	—	0,09	—	0,15	—	—	—	—	—
Cor. chelicorne	0,54	—	14,72	384	0,06	—	0,13	—	0.16	—	—	—	—	—	—	—
Cor. nobile	1,41	—	5,81	181	0,13	—	0,22	—	0,47	—	0,34	—	—	—	—	—
Stenogammarus compressus	—	—	—	—	0,30	54	0,06	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pontogamm. obesus	0,02	—	2,04	143	0,01	—	—	—	—	—	0,09	—	—	—	—	—
Chironomus plumosus	0,16	—	—	—	—	—	—	—	0.01	—	0,02	—	0,97	—	2,20	111
Hypania invalida	0,49	—	1,96	140	0 09	16	0,06	—	0,34	—	0,93	—	0,07	—	0.50	—
Limnodrilus sp.	0,22	—	0,25	—	0,15	21	0,39	62	2,68	—	4,47	211	23,89	100	0,79	89
Tubifex sp.	0,01	—	—	—	—	—	0,02	—	0,09	—	0,35	—	1,34	—	0,40	—
Hirudinei	—	—	—	—	—	—	0,23	—	—	—	0,15	—	—	—	1,66	82
Остальные	5,43	—	1,63	—	0,20	—	0,79	—	0,99	—	3,43	—	1,09	—	4 54	—
Общая биомасса г/м²	1002,49		42,91		1,85		18,45		518,88		422,84		40,34		111,01	
Общая численность	3613		28 069		2179		1134		2685		3829		4393		1720	
Биомасса каспийцев в %	99,2		98,6		86		58,4		28,4		2,5		0,8		0,8	

[4] Приведены только доминанты и субдоминанты. b—средняя биомасса в граммах на 1 м²; p—встречаемость в процентах; $p\sqrt{b}$— индекс доминирования.

ряда, представляя собою конкретные примеры биоценозов литофильных (Dr. Cor.), псаммофильных (Amph.), пелореофильных (Tb. (+ Co.), Un. Dr.), пелофильных (Tb.— Ch.) и смешанных фито-(рео)-пелофильных (Un. Gast., Viv.). Количественная характеристика, позволяющая выяснить среднее обилие и структуру биоценозов и выделить доминирующие виды, является важным дополнением, развивающим общую систему Жадина, тем более, что в специфических условиях понто-азовской дельты характер некоторых (лито- и псаммофильных) биоценозов сильно изменяется под влиянием каспийской фауны.

Сопоставляя биоценозы нашего ряда, легко видеть правильное изменение их состава и средней биомассы. Последняя сперва резко падает, достигая минимума на песках, затем повышается на серых илах, где дает второй (меньший) максимум, и наконец вновь падает на черных илах. Одновременно с этим происходит непрерывное уменьшение роли каспийской фауны в составе биоценозов — от почти 100% на жестких грунтах до нуля в стоячих водах.

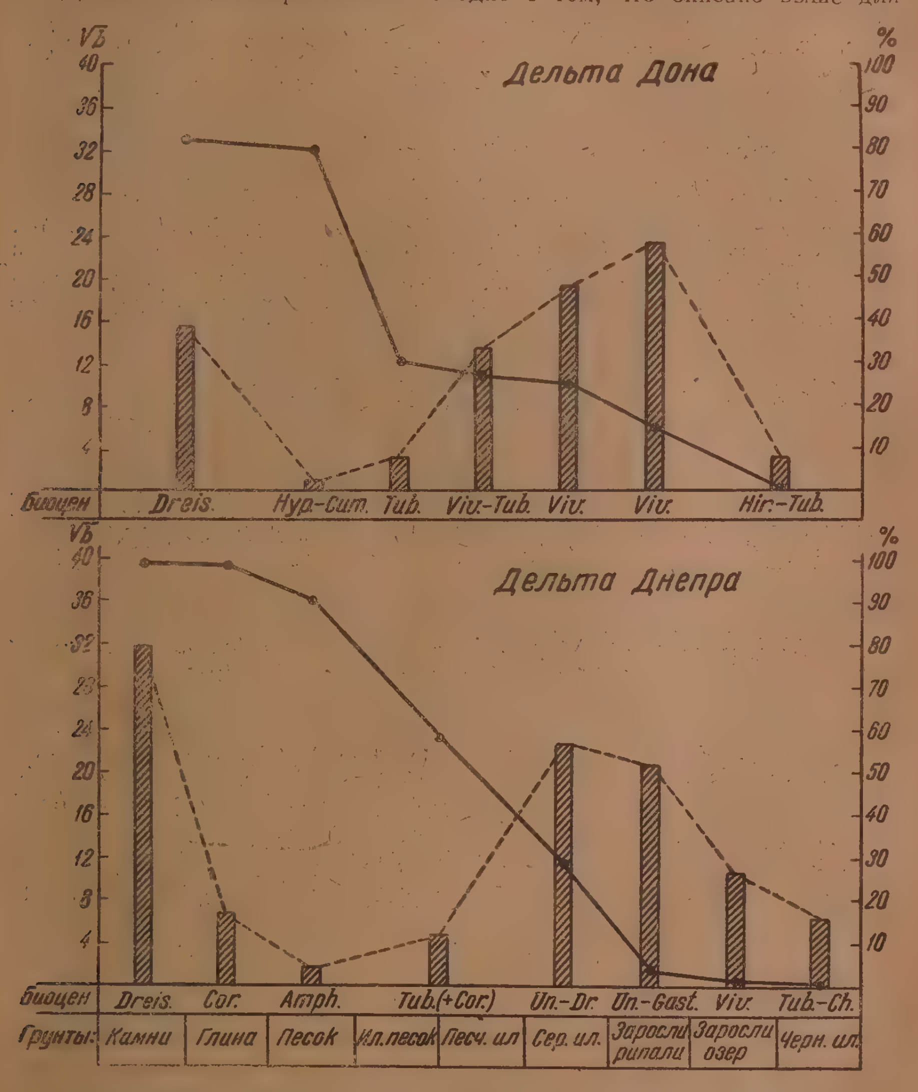
Получающиеся характерные кривые (см. рисунок) не являются случайными. При всем несовершенстве количественного учета основные свойства биоценозов и соотношение величины биомассы, видимо, отражены правильно. Подтверждение этому можно видеть в данных, полученных мною ранее для дельты Дона [23].

Дельта Дона, имея общее сходство с днепровской по типу и морфометрии, вместе с тем отличается от нее рядом признаков: ее строение значительно проще, причем озерные водоемы в ней практически отсутствуют (что связано, видимо, с ее более медленным темпом нарастания); гидрологический режим отличается большей амплитудой колебаний уровня — главным образом вследствие сильных сгонно-нагонных явлений, создающих в крупных рукавах характерную литоральную (осушную) зону; донские воды обладают более высокой минерализацией и большей мутностью. Последнее является главной причиной слабого развития подводной растительности: в донской дельте прибрежные заросли в рукавах идут обычно не глубже 1 м, т. е. в пределах литорали, и состоят поэтому лишь из редких рдестов. В руках донской дельты отсутствуют каменистые грунты (нет кристаллических пород) и значительно более распространены серые илы, накопляющиеся местами даже в основных рукавах, в том числе и во многих глубоких ямах. Это связано с отсутствием озер, которые в дельте Днепра поглощают главную массу приносимого течением детрита.

Отсюда проистекают и различия в фауне. Рипальные биоценозы в рукавах донской дельты почти не выражены; обычно литоральная зона, вследствие частых осыханий, заселена чрезвычайно бедным биоценозом мизид — тубифицид (биомасса 1,6 г). В рукавах наблюдается любопытное перемещение фитофильных гастропод в область стабильного дна медиали — как на жесткие грунты, так и особенно на илы, где вивипара доминирует, давая колоссальные биомассы (до 3,1 кг). Биоценозы, сходные с озерными днепровскими, встречаются лишь в заросших мелких рукавах и ериках. Вообще число видов гастропод в Дону меньше — это проявление известного правила обеднения малакофауны к востоку (Жадин [11]) (отсутствуют две формы неритин и оба вида Melanopsis). Сравнительно слабое развитие дрейссены, которая не дает здесь таких высоких биомасс (максимум 1,18 кг), связано и с мутностью донских вод, и с отсутствием камней; литофильные биоценозы приурочены здесь к ракушечникам и глинам. Столь характерный для Днепра корофиидный биоценоз на дне донской дельты вовсе не найден; корофииды развиты очень слабо и представлены всего тремя видами. Вообще соотношение каспийских видов по их значимости в биоценозах в этих двух дельтах очень различно; некоторые группы, особенно кумовые, в донской дельте гораздо многочисленнее, но в це-

лом число видов и роль каспийской фауны здесь заметно ниже. Причины этого неясны. В связи со слабым развитием амфипод макрофауна песков в донской дельте еще беднее и не имеет псаммофильного характера, представляя как бы резко обедненное население илисто-песчаных грунтов.

Несмотря на все эти отличия, распределение донной фауны в дельте Дона в общих чертах очень сходно с тем, что описано выше для



Средняя биомасса основных биоценозов дельты Дона и дельты Днепра

1 — квадратный корень из средней биомассы в г/м², 2 — биомасса каспийцев в процентах

дельты Днепра. Располагая биоценозы в аналогичный ряд, мы находим такую же двувершинную кривую биомассы с минимумом на песках и ниспадающую кривую роли каспийцев, и даже совпадение многих доминантов. Это ясно из прилагаемых графиков для обеих дельт (см. рисунок).

По дельтам других рек мы не располагаем пока подробными мате-

риалами; но и предварительные данные Чугунова [31] для дельты Волги подтверждают вышеприведенную картину. Действительно, в дельте Волги на песчаных и слабо заиленных грунтах (жесткие грунты почти не были исследованы) наблюдается низкая биомасса (0,09—5,44 г) и преобладание каспийцев (амфипод); с усиливающимся заилением их роль падает, но общая биомасса возрастает, особенно в крупных проточных ильменях (от 13 до 3409 г), где доминирующее значение приобретают моллюски — вивипара, дрейссена, униониды; наконец, на черных илах слабо проточных ильменей фауна резко беднеет (биомасса 0,02—3,5 г) и составляется исключительно пресноводными олигохетами и хирономидами. Идельсон [13], изучавший озерные водоемы волжской дельты, различает несколько стадий: в проточных ильменях преобладает дрейссена, с заилением и зарастанием ее сменяет вивипара и биомасса достигает максимума (средние от 56 до 256 г, но следует иметь в виду, что униониды вообще не учитывались); при полном прекращении течения исчезает и она, и руководящей формой остается Chironomus при сильном понижении биомассы (средние 10,7—47,7 г.); дальнейшее заиление с образованием H_2S ведет к еще большему обеднению и отступанию хирономуса (преобладанию тубифицид). Легко видеть, что распределение бентоса в водоемах волжской дельты чрезвычайно сходно с донской и днепровской

Несомненно, что во всех дельтах проявляются одни и те же закономерности. Везде жесткие грунты богато заселены литофилами, находящими здесь оптимальные условия субстрата и дыхания. Резкое обеднение биоценозов на влекомых песчаных наносах объясняется главным образом подвижностью, астатичностью песчаного речного дна, резко угнетающей пресноводный макробентос. Здесь находят благоприятные условия только псаммофильные каспийские ракообразные, но эти немногие формы дают лишь очень низкую биомассу. Правда, в дельтах не изучен микробентос, который, по исследованиям Неизвестновой-Жадиной и Ляхова [26, 27] и Ласточкина [20] на песчаных грунтах Оки и верхней Волги очень богат. Однако его биомасса, несмотря на огромную численность, не превосходит там 3—5 г/м^2 [5].

С дальнейшим падением скоростей начинается процесс аккумуляции органического детрита в виде примеси ила, сопровождающийся постепенным ухудшением кислородного режима. Сначала фауна быстро обогащается. Появляются формы пелореофильные, увеличивающиеся в количестве до некоторой оптимальной степени заиления, при которой количество пищи велико, но кислородный режим еще благоприятен. Эти процессы перестройки биоценозов при уменьшении скоростей в речном русле прекрасно описаны в указанной выше работе Неизвестновой-Жадиной и Ляхова. Замечательно, что и у некоторых литофилов, отсутствующих или очень редких на песках, обилие возрастает с заилением; отдельные формы развиваются даже на серых илах, где используют, видимо, включения жесткого субстрата (особенно дрейссена). Ряд илолюбивых видов, преимущественно каспийских, дает максимум обилия на грунтах еще слабо заиленных, характеризуемых как илисто-песчаные; эти виды можно выделить в особую группу «псаммопелофилов», отличающихся повышенной оксифильностью и обитающих на поверхности грунта (эпифауна). На серых речных илах без значительной примеси песка их количество убывает, многие исчезают, поэтому общее число видов падает; однако общая биомасса достигает

---

[5] В верхней Волге общая биомасса в биоценозах песков сравнительно высока — от 12 до 34 г (в основном за счет пелореофила Limn. newaensis); но это объясняется тем, что биотопы, население которых описывает Ласточкин, представляют собой морфологические участки русла (заструги и т. д.), в состав которых входит и заиленный песок.

максимума[6]. Здесь доминируют крупные моллюски, более требовательные к стабильности грунта, чем олигохеты; а на илистых песках аккумуляция в паводок сменяется размывом и поэтому их биоценозы имеют неустановившийся, пестрый состав. Глубокие ямы в Дону потому и лишены моллюсков, что слой наполняющего их полужидкого серого ила, быстро накопляясь в течение лета, вымывается весной. Биоценозы рипали, богатые фитофилами, в своем нижнем ярусе близки к биоценозу серых илов; возможно, что при наличии рипальных зарослей донная фауна сильно заиленного дна дельтовых рукавов вообще должна рассматриваться как один унионидный биоценоз (Unionidae + Dreissena, Tubificidae). Полное прекращение течения ведет к быстрому убыванию и числа видов, и биомассы донной фауны. Черные илы населены широко распространенным пелофильным тубифицидно-хиронимидным биоценозом, совершенно лишенным речных форм и выдерживающим тяжелый (особенно зимой) газовый режим мелких стоячих водоемов. Однако биомасса бентоса на черных илах все же выше, чем на речных песках. Даже насыщение песков каспийскими перакаридами не может повысить их биомассы более чем до 1—2 г (в среднем). Только специфические приспособления микрофауны позволяют ей развить здесь высокое обилие. Речные пески — это «зона пессимума» для макробентоса; подвижность субстрата есть фактор, даже более угнетающий фауну, чем дефицит кислорода.

Приведенная мною схема распределения бентоса в водоемах дельты прекрасно подтверждает правило биологической продуктивности водоемов, установленное Жадиным [9]: продуктивность есть функция аккумуляции и биоэкологической обеспеченности. Начиная с песков, аккумуляция сперва минеральных, затем органических частиц, возрастающая с затуханием течения, является руководящим фактором в изменении бентоса. Кривые биомассы бентоса дельт являются, собственно, конкретными случаями кривой, приведенной Жадиным, но дополняют ее подъемом в левой части, соответствующей коренным грунтам речного русла. Последние часто обнажаются при наиболее высоких скоростях, размывающих все наносы. Правда, при обилии минеральных наносов и при наибольших скоростях все дно может быть покрыто слоем движущегося песка; с другой стороны, при отсутствии песков аккумуляция детрита может начаться прямо на камнях. Но если представить себе весь процесс эрозии коренной породы, то он идет через стадии постепенного ее раздробления — щебень, галька, гравий — до песков, и при прочих равных условиях фауна наиболее бедна на чистых галечно-гравиевых грунтах, что легко видеть, например, в горных реках (а также в море). В общем абсолютный минимум бентоса соответствует наиболее непостоянному, подвижному дну, будь это переходная зона между коренными и наносными породами (например, зона между мергелем и песком в Оке) или зона сплошного влечения всего слоя песка — обе практически безжизненные.

Следовательно, и фактор стабильности дна сам по себе имеет чрезвычайно важное значение, и в условиях полного отсутствия аккумуляции на неподвижном дне развивается (чисто литофильная) фауна, даже более богатая, чем при «оптимальной» аккумуляции. На порогах Днепра при очень высоких скоростях в 1—1,7 м/сек. фауна была тоже

[6] Максимальная общая биомасса бентоса составляет: в дельте Днепра — 2,74 кг/м², в основном за счет дрейссены; в дельте Волги — 3,41 кг за счет вивипары (дающей до 3.29 кг); в дельте Дона — 5,11 кг за счет вивипары (3.10 кг) и других моллюсков. Максимальная из многочисленных цифр биомассы, приводимых для разных рек Жадиным [9], составляет 5,02 кг за счет унионид в одном из затонов нижней Оки. Все эти случаи относятся к илам слабопроточных водоемов, кроме Днепра, где максимум дает дрейссена на камнях (этот моллюск может давать и значительно более высокую биомассу). Повидимому, 3—5 кг близки к максимальным биомассам, которые способен развивать пресноводный бентос.

богата, однако держалась преимущественно на нижней стороне камней («гиполитенюдрос» Белинга [4]). Можно считать, что дальнейшее повышение скоростей вновь ведет к обеднению фауны. Теоретически, следовательно, количественное изменение фауны в зависимости от течения можно выразить одной двувершинной кривой с двумя максимумами (на камнях и речных илах).

Видимо, не вполне соответствует схеме Жадина изменение фауны зарослей, состоящей в значительной части из растениеядных форм. По крайней мере в дельтах фауна озерных зарослей едва ли беднее, чем рипальных; в пойменных водоемах, судя по массовому развитию крупных моллюсков, можно также предполагать скорее повышение биомассы. Таким образом, Водяницкий [8] правильно указывает на то, что теория Жадина не может иметь всеобщего применения. Тем не менее обнаруженная Жадиным закономерность имеет огромное значение в жизни водоемов и прекрасно объясняет причины сложного и казавшегося многим неясным распределения бентоса в речных системах.

В дельтах наших южных рек очень ярко проявляется и значение биоэкологической обеспеченности: биоценозы здесь и качественно, и количественно богаче, чем в верховьях или в других реках, за счет «насыщения» фауны каспийскими формами. Так, литореофильные биоценозы, кажется, ни в одной из исследованных рек не дают такой высокой биомассы, как в Днепре. Впрочем, чрезвычайно высокая (до 99%!) роль каспийской фауны в этих биоценозах говорит уже не о насыщении, а о вытеснении пресноводной фауны в дельтах каспийской. Вопрос об участии каспийской фауны в биоценозах дельт вообще представляет особый интерес.

Охарактеризованный выше ряд биоценозов может рассматриваться не только как логический, отвечающий определенным скоростям и грунтам, но и как генетический ряд, соответствующий различным стадиям развития водоемов и их донной фауны, о чем я упоминал еще в работе по дельте Дона [23].

Изучение генезиса биоценозов и водоемов, как пишет Жадин [10], является важнейшей задачей современной гидробиологии. Сукачев [29] правильно замечает, что уже само построение генетической системы может привести к открытию новых свойств и более глубокому познанию явлений. В дельтах легко видеть разные стадии эволюции водоемов и соответствующих биоценозов. Все образующиеся в процессе нарастания дельты рукава, кроме того, который будет продолжать основное русло, должны в дальнейшем подвергнуться ослаблению проточности, заилению, зарастанию и превращению в пойменные водоемы. В населяющей их фауне будет происходить последовательная смена одного биоценоза другим, т. е. то, что называется экологической сукцессией. Герсбахер (Gersbacher [33]), исследовавший реки и водохранилища бассейна среднего Иллинойса, ведет сукцессионный ряд от ручьев и верховьев к крупным рекам и низовьям. По его наблюдениям, первым биоценозом (community), появляющимся на илистых грунтах, является хирономусовый (Chiron. plumosus — Ch. sp.), который и характеризует мелкие пересыхающие ручьи; в небольших, но уже постоянно существующих реках он переходит в биоценоз с преобладанием Hexagenia (поденок) — Musculium — Limnodrilus; в больших же реках он заменяется более богатым биоценозом вивипар (Vivipara — Hexagenia — Chironomus). Последний является завершающей стадией (климаксом) одного большого сообщества, причем биоценозы песчаных грунтов представляют собой лишь его модификации (faciations). Это подтверждается наблюдением автора над формированием донных биоценозов в водохранилищах.

Однако, помимо того, что характеристика доминантов у Герсбахера обоснована вообще слабо (только на численности), его ход рассужде-

ний, по крайней мере для дельтовых систем, едва ли может быть принят.

Сукцессионный ряд лучше, по-моему, вести в таком направлении, в каком действительно идет эволюция биоценозов дельтового рукава во времени. Начальной стадией «обнажения» можно считать песчаное дно реки, очень бедное, а в паводок, когда влечение наносов усиливается, может быть и безжизненное. Первым биоценозом является псаммофильный, который с ослаблением течения переходит в тубифицидный и другие в том порядке, в котором они были мною описаны. Именно в этом направлении — от безжизненного дна в эпоху бурной эрозии послеледникового времени к современному расчлененному руслу с большим распространением заиленных грунтов — шло развитие реки в геологическом масштабе [9, 24]. До некоторой степени этот путь повторяется ежегодно: паводок, по замечанию Богачева [5], воспроизводит условия эпохи таянья ледников. Смена биоценозов, происходящая в процессе постепенного затухания течения, есть пример внешне обусловленной (экзодинамической, Алехин [1]) сукцессии, движущей силой которой являются факторы гидрологические; но и сами биоценозы принимают деятельное участие в формировании среды. Последние стадии нашего ряда входят в генетический ряд биоценозов пойменных водоемов, описанный Жадиным [34] и через стадии речного рукава — затона — пойменного озера — пруда приводящий к биоценозам луж и болот. С обмелением пойменного водоема происходит сближение пело- и фитофильновых биоценозов. К сожалению, для них еще нет более подробной характеристики структуры и средних цифр обилия; но едва ли можно сомневаться во все возрастающем преобладании фитофилов. Таким образом, биоценозы стоячих вод являются завершающими по отношению к речным, но этот регрессивный ряд, сопровождающийся заменой первичноводных форм вторичноводными [10], идет дальше, к замене фитофилов тельматофилами (переносящими длительное высыхание) и, в конце концов, к амфибийным и наземным биоценозам. По мнению Жадина [10], климакса в этой сукцессии не наступает вовсе; и действительно, гидрофауна умирает вместе с водоемом; но Шелфорд (Shelford [35]) склонен приводить сукцессию пресноводных сообществ к наземным климаксам, характеризующим данную климатическую зону.

Выводы

1. В 1945 г. было выполнено количественное исследование бентоса дельты Днепра дночерпателем Экмана — Берджа площадью 0,02 м². Установлено несколько донных биоценозов, структура которых изучалась по видоизмененному методу Зенкевича: по индексу доминирования $p\sqrt{b}$ (p — встречаемость, b — средняя биомасса) выделялись доминанты (руководящие виды), группа субдоминантов и второстепенные виды. Количественные показатели всех биоценозов даны в таблице.

2. В речных водоемах дельты различаются биоценозы (по доминантам): Dreissenetum — на камнях, Corophietum — на «корофиидных грунтах», образующихся от скоплений трубочек корофиид на глинах, Amphipodetum (Corophium — Stenogammarus) — на песках, Limnodriletum (+ Corochium) — на илисто-песчаных грунтах, Unietum — Dreissenetum — на серых речных илах — и двухъярусный биоценоз рипали (прибрежных зарослей), состоящий из Unietum — на заиленном дне — и Gastropodetum (Theodoxus — Viviparus — Melanopsis) — на растениях. В стоячих водоемах преобладают: в заросших озерах — двухъярусный биоценоз, состоящий из Viviparetum (Valvata — Bithynia — Viviparus) — на растениях — и Chironometum (+ Tubificidae) — на черных илах; на незаросших черных илах глубже 2 м — близкий к предыдущему Limnodriletum (+ Chironomus).

3. При распределении биоценозов в таком порядке, соответствующем постепенному убыванию скоростей течения, наблюдается изменение средней биомассы в виде кривой, дающей два максимума — на камнях за счет литофилов и на серых илах за счет пелофилов — и два минимума — первый на песках вследствие подвижности грунта, второй на черных илах вследствие плохого кислородного режима.

4. Показанный здесь ряд биоценозов, начиная с песков, является также генетическим. Скудный биоценоз песков является первым, появляющимся во вновь образующихся при нарастании дельты рукавах; последние в дальнейшем заиляются и мелеют, и их биоценозы проходят все последующие стадии сукцессии, вплоть до биоценозов мелких пойменных водоемов. Конечной стадией является высыхание последних и постепенная замена водной фауны наземной.

Литература

1. Алехин В., География растений, 1944.— 2. Арнольди Л., Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 2, 1941.— 3. Белинг Д., Тр ВУГЧАНПОС т. I, 1925.— 4. Белинг Д., Праці Наук.-досл. інст. біол. Київ. держ. универ., II, 1939.— 5. Богачев В., Пресноводная фауна Евразии, 1924.— 6. Броцкая В. и Зенкевич Л., Тр. ВНИРО, т. IV, 1939.— 7. Бут В., Тр. Донецьк. гідробіол. стан., т. I, 1940.— 8. Водяницкий В., Зоологический журнал, т. XXIV, вып. 2, 1945.— 9. Жадин В., Тр. Зоол. ин-та АН СССР т. V, вып. 3—4, 1940.—10. Жадин В., Зоологический журнал, т. XXV, вып. 5, 1946.— 11. Жадин В., Збірн. праць Дніпр. біол. стан., № 6, 1932.—12. Зенкевич Л. и Броцкая В. Учен. зап. МГУ, вып. XIII, 1937.— 13. Идельсон М., Тр. ВНИРО, т. XVI, 1941.—14. Инструкция по исследованию бентоса, ВНИРО, 1939.—15. Кашкаров Д., Экология животных, 1945.— 16. Крендовский М., Тр. Об-ва испытат. прир. Харьк. ун-та, XVIII, 1885.— 17. Ласточкин Д., Изв. Иван.-Возн. политехн. ин-та, т. XVII, 1930.—18. Ласточкин Д., Тр. Иван. с.-х. ин-та, вып. 1, 1935.— 19. Ласточкин Д., Тр. Иван. с.-х. ин-та, вып. 2, 1936.— 20. Ласточкин Д., Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, 1944.— 21. Максимович К., Днепр и его бассейн, 1901.— 22. Мордухай-Болтовской Ф., Раб. Доно-Куб. рыбохоз. станции, вып. 5, 1937.— 23. Мордухай-Болтовской Ф., Тр. Аз.-Черн. н.-и. ин-та рыбн. хоз. вып. 12, ч. 2, 1940.— 24. Мордухай-Болтовской Ф., Зоологический журнал, т. XXV, вып. 5, 1946.— 25. Морозова-Водяницкая Н., Тр. Севастоп. биол. станции АН СССР, т. V, 1936.— 26. Неизвестнова-Жадина Е., Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, 1937.— 27. Неизвестнова-Жадина Е. и Ляхов С., Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 1, 1941.— 28. Сыроватский И., Тр. Гос. опытн. ихт. станции, Херсон., т IV, вып. 2, 1929.— 29. Сукачев В., Журн. общ. биол., т. V, № 4, 1944.— 30. Фредерикс, Экологические основы прикладной зоологии, 1932.— 31. Чугунов Н., Тр. Астрах. ихт. лаб., т. V, вып. 1, 1923.— 32. Шептицкий Г., Тр. Гос. опытн. ихт. станции, Херсон., т. III, вып. 2, 1928.— 33. Gersbacher W., Ecology, vol. 18, No. 3, 1937.— 34. Schadin W., Arch. f. Hydrob., XXIV, 1932.— 35. Shelford V., Ecology, vol. 13, No 2, 1932.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 5

ВЛИЯНИЕ СУМЕРЕЧНОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ НА ПОВЕДЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ЖИВОТНЫХ

А. С. КОСМАЧЕВСКИЙ

Казахский государственный университет им. С. М. Кирова

Хорошо известна зависимость от освещенности поведения насекомых, млекопитающих и других животных. Например, пчелы летают за нектаром только днем. Комнатные мухи с наступлением сумерек или при искусственном затемнении комнаты прекращают лет и сидят неподвижно. Слепни (Tabanidae) нападают на лошадей и других животных только днем. Наоборот, москиты (Phlebotomus) и комары (Culicidae) начинают нападать на человека и животных с наступлением сумерек. Хрущи (пластинчатоусые жуки) начинают летать только в сумерки. Летучие мыши летают вечером или ночью. Ежи выходят на добычу пищи в сумерки. В подобных случаях влияние освещенности на активность животных более или менее ясно видно. Но имеются животные, у которых эта зависимость от освещенности не резко бросается в глаза и поэтому часто не принимается во внимание исследователями (у бабочек лугового мотылька — Loxostege sticticalis L., яблоневой моли — Hyponomeuta malinellus Zell., яблоневой плодожорки — Cydia pomonella L. и др.).

Выяснение зависимости активной деятельности живых организмов от экологических условий (среди которых важное значение имеет свет) помогает пониманию адаптации видов к условиям среды в процессе эволюции. В то же время знание периода активности вредных насекомых помогает правильно организовать наблюдения за их миграциями для питания или яйцекладки и намечать сроки борьбы с вредными видами.

На зависимость начала активности разных животных (преимущественно насекомых) от освещения указывает ряд исследователей. Менье (Meunjer [11] и Принц [5] отмечают зависимость времени взлета хрущей от наступления определенной сумеречной освещенности. Парк (Park [12]), много изучавший активность животных, считает, что имеется связь между активностью и комплексом действующих факторов (интенсивность света, температура и относительная влажность воздуха). Крог и Цейтен (Krogh a. Zeuthen [10]) изучали повышение температуры тела перед взлетом у сумеречных насекомых, проведенные нами (Космачевский [1]) исследования показывают на тесную зависимость взлета пластинчатоусых жуков от сумеречной освещенности и температуры тела, которая повышается под влиянием мышечных движений.

Методика

Измерение сумеречной освещенности затрудняется отсутствием стандартного прибора (фотометра или люксметра). Чтобы получить надежные данные по сумеречной освещенности, лучше выражать ее в процентах, приняв освещенность при заходе солнца за 100%. Поэтому измерение фотометром освещенности следует начинать с момента захода солнца и продолжать его на том же месте до наступления темноты. Если прибор покажет не совсем точные абсолютные единицы освещенности, то процент уменьшения освещенности будет отражен правильно. Кроме того, по изданным Академией Наук СССР таблицам [7] можно определить сумеречную освещенность для каждого пункта. Нужно только узнать географическую широту данной точки и в период наблюдений за поведением насекомых оценить на глаз облачность — тип облаков и покрытую ими долю небесного свода.

Так как сумеречная освещенность зависит от глубины погружения солнца за горизонт, а последняя зависит от географической широты местности, даты и времени суток, то сначала по табл. 11 определяется для данной широты и времени года глубина погружения солнца через каждые 5 минут, а потом (с учетом облачности) по табл. 17 определяется освещенность в люксах. Последнюю удобнее исчислять в процентах по отношению к освещенности при заходе солнца.

Вначале нами производились наблюдения за поведением того или иного вида животного в течение всего вечера, а потом при установлении сумеречной освещенности, при которой начиналась его активность, можно было заранее предвидеть начало активности при определенном сочетании факторов (освещенности, температуры, ветра, влажности и др.).

Сумеречный лет

Влиние света на взлет хрущей особенно хорошо можно видеть взяв под наблюдение несколько десятков самцов и самок, сидящих на дереве, отмечая время их взлета и проводя одновременно измерение освещенности, температуры, ветра и других факторов. Жуки, сидящие в течение дня неподвижно, после захода солнца начинают оживляться. Они вытягивают голову из углубления переднегруди, расправляют усики и начинают движения для повышения температуры тела (Космачевский [1]). Когда сумеречная освещенность уменьшится до 60—95% от освещенности при заходе солнца, жуки восточного майского хруща взлетают. Происходит это в Воронежской области (Хреновое, с. ш. 51°), в мае, спустя 0—6 минут после захода солнца. В окрестностях Ленинграда (с. ш. 60°) взлет жуков начинается по времени позже — спустя 15—30 минут после захода солнца, но при одной и той же сумеречной освещенности. На широте Ленинграда освещенность в мае-июне уменьшается медленнее, а следовательно, и лет жуков начинается позже по времени.

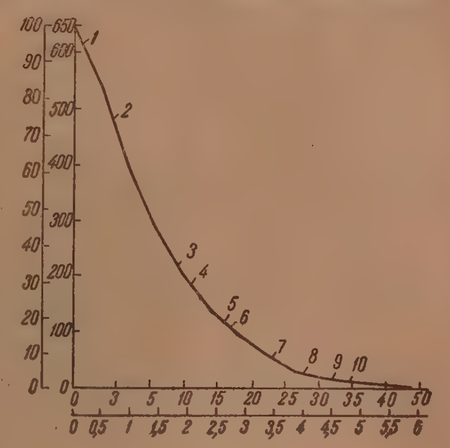
Еще заметнее зависимость поведения от сумеречной освещенности у насекомых, выходящих из почвы на короткое время для спаривания и выбора мест яйцекладки. Например, самки семиреченского хруща (Polyphylla irrorata Gebl.), созревающие без дополнительного питания, вылетают из почвы всего на 20—30 минут и затем снова зарываются в почву. Выход их из почвы и взлет начинаются при сумеречной освещенности 10—35%, или спустя 10—18 минут после захода солнца (конец июня, окрестности г. Фрунзе, с. ш. 43°). После выхода из почвы самки спариваются и летят в поисках подходящих стаций для яйцекладки. Отложив яйца, они погибают, не выходя более на поверхность почвы. Если самка поднялась к поверхности почвы днем, то она остается до вечера в норке, слегка прикрытая комочками почвы. Отродившиеся самцы вылетают из почвы примерно одновременно с самками, но в последующие вечера лет этих самцов начинается раньше, часто даже за один-полтора часа до захода солнца.

Самки туркестанского хруща (Polyphylla adspersa Mots.), распространенного вместе с семиреченским хрущом, взлетают при сумеречной освещенности 8—17%, или спустя 16—20 минут после захода солнца (см. рисунок). На рисунке изображено в виде кривой уменьшение сумеречной освещенности 15 июня на широте 50° и отмечены моменты взлета различных видов насекомых и летучих мышей.

Самки июньского хруща в Киргизии начинают выходить из почвы и летать при освещенности 35—75%, или спустя 3—10 минут после захода солнца. После спаривания они улетают и зарываются в местах яйцекладки (преимущественно на полях с люцерной). В дополнительном питании для созревания яиц они не нуждаются. Самки разновидности июньского хруща, встречающейся в Львовской и Закарпатской областях, начинают летать при освещенности 20—30%, или спустя 10—20 минут после захода солнца. Для созревания яиц самки нуждаются в дополнительном питании и они поедают листья деревьев и кустарников. Вечерний лет жуков происходит также над деревьями.

Таким образом у разновидностей, распространенных в разных географических областях, наблюдается различие в поведении (отношение к пище, освещенности, стациям обитания), обусловленное различными условиями среды и разной адаптацией в сходных условиях среды.

Западный майский хрущ (Melolontha melolontha L.) начинает лет значительно позже — при сумеречной освещенности 2—3%, или спустя 30—35 минут после захода солнца. Жуки этого вида летают преимущественно над одиноко стоящими деревьями и на опушке леса. Самки



Зависимость начала активности (взлета) разных видов животных от сумеречной освещенности. На оси ординат — освещенность после захода солнца — слева в процентах, справа в люксах. На оси абсцисс — время после захода солнца в минутах (вверху) и глубина погружения солнца в градусах (внизу).

1 — самки восточного майского хруща, *2* — самки июньского хруща (г. Фрунзе), *3* — самки семиреченского хруща, *4* — самки июньского хруща (Закарпатская область), *5* — самки туркестанского хруща, *6* — бабочки яблоневой плодожорки, *7* — летучих мышей, *8* — бабочки лугового мотылька, *9* — самки западного майского хруща, *10* — самки европейского мраморного хруща

летят для яйцекладки на открытые поля, в то время как самки восточного майского хруща откладывают яйца в почву, покрытую кустарником, порослью или сосновыми насаждениями. Следовательно, разница в местах обитания у двух близких видов обусловила и разную их реакцию на сумеречную освещенность.

Европейский мраморный хрущ (Polyphylla fullo L.) начинает летать при освещенности 1—2%, или спустя 35—45 минут после захода солнца. Самки этого вида для яйцекладки обычно отлетают недалеко от места их нахождения. Это обусловливает размещение их личинок в почве очагами.

Лет и яйцекладка бабочек яблоневой плодожорки происходят в сумерки. Невский [4] указывает, что плодожорка откладывает яйца лишь в условиях определенной силы света, какая бывает в так называемые сумерки, т. е. в моменты, близкие к заходу и восходу солнца, примерно в течение получаса вечером и получаса утром, и при температуре не ниже 16,5°.

Проведенные нами наблюдения показали, что в окрестностях г. Фрунзе лет бабочек плодожорки начинается при сумеречной освещенности 8—17%, или спустя 15—20 минут после захода солнца. В конце июня лет бабочек начинается по времени позже (на 25—30 минут), чем в мае, поскольку сумерки наступают позже, но при одной и той же освещенности.

Коллинс (Collins [9]), исследуя перемещения пигмента радужины и связь их с поведением яблоневой плодожорки, установил, что перемещение пигмента радужины есть результат приспособления бабочки к свету и изменяется в зависимости от его интенсивности.

Следовательно, наблюдения в природе и гистологическое исследование ясно показывают зависимость лета бабочек плодожорки от сумеречной освещенности. Днем бабочки сидят неподвижно на стволах или ветках деревьев и при вспугивании взлетают, но быстро садятся. Окраска их сходна с окраской коры дерева, и, таким образом, в течение дня они остаются незаметными для их хищников (птиц).

Интересно, что летучие мыши (нетопырь-карлик — Pipistrellus bastrianus Satun. и кожан горный — Eptesinus serotinus Eversm.), вылавливающие бабочек плодожорки, начинают летать в окрестностях г. Фрунзе в саду при сумеречной освещенности 8—11% спустя 2—5 минут после начала лета плодожорки. В июне солнце заходит позже, чем в мае, и соответственно с этим лет бабочек плодожорки и летучих мышей начинается позже, чем в мае. Правда, у летучих мышей наблюдается суточный ритм физиологических процессов, приуроченный к определенному времени, но он все же несколько сдвигается в зависимости от наступления сумеречной освещенности. Кузякин [2] указывает, что нетопырь-карлик в Мургабской долине (Туркмения) начинает вылетать на вечернюю кормежку минут через 20 после захода солнца, а в Рабат-Кашане и Турашеке только минут через 40—45, так как в этой местности темнота наступает медленно, а вместе с этим и начало деятельности сумеречных животных оказывается смещенным. Для ориентировки при полете в сумерках летучие мыши используют, помимо органов зрения, способность слухового управления (Хартридж [8]).

Бабочки лугового мотылька (Loxostege sticticalis L.) по-разному реагируют на освещенность, в зависимости от степени полового созревания. Недавно отродившиеся бабочки летают днем в поисках цветов для питания нектаром. К моменту захода солнца лет их прекращается и они сидят неподвижно. Если бабочки днем обильно питались, то, после некоторого периода покоя, вечером они начинают взлет и, поднимаясь вверх, летят потом в направлении ветра, перемещаясь таким образом на десятки километров. Эти перелеты имеют большое практическое значение. Бабочки могут залетать в новые районы и откладывать там множество яиц, из которых отрождаются гусеницы, уничтожающие посевы сельскохозяйственных растений. Внезапность залета часто не дает возможности своевременно подготовиться к борьбе с луговым мотыльком. Поэтому важно заранее знать условия, при которых происходит взлет и перелет бабочек. Многочисленные наблюдения за взлетом и отлетом бабочек лугового мотылька, проведенные нами в разных областях (Чкаловская, Воронежская, Киевская), показали, что взлет бабочек зависит от сумеречной освещенности и определенного физиологического состояния организма. Начинается взлет бабочек при сумеречной освещенности 1—6%, или спустя 25—40 минут после захода солнца. Отлетают бабочки, у которых началось развитие яйцевых трубочек и приближается созревание яиц. Поэтому с одного участка не все бабочки улетают в один вечер. Затем взлет бабочек зависит от температуры воздуха и происходит при 11—25° С. Если вечером в период отлета температура воздуха ниже 10—11° С, то, независимо от других условий, отлета бабочек не будет. Ветер (1—4 м в секунду) и слабый дождь не препятствуют взлету бабочек.

У всех рассмотренных видов насекомых активность начинается при уменьшении освещенности до определенной степени. Таким образом, они приспособлены к вечернему лету и при наступлении ночи обычно прекращают лет. Несколько отличным является поведение бабочек яблоневой моли (Hyponomeuta malinellus Zell.), у которых лет начинается при повышении степени освещенности утром. Лет бабочек яблоневой моли начинается за 45—50 минут до восхода солнца (конец мая, окрестности г. Фрунзе), при увеличении освещенности до 15—35% от освещенности при восходе солнца. В этом случае активность бабочек наступает при усилении освещенности до определенной степени, а затем эта активность тормозится (прекращается лет) повышенной интенсивностью освещения. Подобная зависимость начала активности от степени освещенности проявляется, несомненно, и у птиц (пробуждение и начало пения), хотя это явление специально не исследовалось. Обычно

раньше всех просыпаются на рассвете горихвостки, затем зорянки, славки, мухоловки, дрозды и т. д.

Наблюдения показывают, что начало активности животных зависит не столько от определенной освещенности, сколько от хода ее (уменьшения или увеличения). На эту зависимость активности комара (Monsonia richardii Fic.) от уменьшения сумеречной освещенности указывает и Randомчадский [3]: «Быстрое ослабление освещения при заходе солнца оказывает мощное стимулирующее воздействие на активность нападения комаров, не зависящее от других факторов, если они находятся в пределах, допускающих возможность активности. Темнота сама по себе, переход к дневному свету при восходе солнца, а также лунный свет не оказывают влияния на активность Monsonia richardii Fic».

Поскольку в сумерки температура воздуха обычно ниже, чем до захода солнца, то некоторые сумеречные насекомые повышают собственную температуру тела мышечными движениями. Так, например, восточный майский хрущ может взлететь, когда температура его тела достигнет 25°, а такую температуру он может создать при температуре воздуха не ниже 7,5—8,5° (Космачевский [1]). Наоборот, у бронзовки (Cetonia aurata L., сем. пластинчатоусых жуков), летающей днем, температура тела повышается до 34—38° (при температуре воздуха 20—23°) не под влиянием мышечных движений, а действием солнечной радиации.

В процессе эволюции у пойкилотермных животных, какими являются насекомые, происходила адаптация к солнечной радиации, освещенности и суточному ходу температуры. Даже в пределах одного семейства (планстинчатоусые жуки) мы наблюдаем, что у видов, активных днем (бронзовки), температура тела повышается главным образом действием солнечной радиации (Стрельников [5]), а у видов, активных в сумерки (хрущи), при отсутствии солнечной радиации температура тела повышается собственными мышечными движениями на 20—25° выше температуры окружающей среды.

Выводы

1. Свет является важным экологическим фактором в поведении животных. В процессе эволюции разные виды животных по-разному приспосабливались к свету и в настоящее время их активность зависит от определенной степени освещенности.

2. Адаптация к определенной освещенности привела к целому ряду изменений в организации и поведении животных. У активных днем насекомых (например, бронзовки) температура тела повышается действием солнечной радиации, а у видов, активных в сумерки (хрущи), температура тела повышается собственными мышечными движениями.

3. Для большинства сумеречных насекомых (хрущи, яблоневая плодожорка и др.) характерно, что лет их начинается вечером при уменьшении интенсивности света до определенной степени. Некоторые же насекомые (яблоневая моль) становятся активными, наоборот, при повышении освещенности утром. Таким образом на начало активности насекомых оказывает влияние не только определенная интенсивность света, но и самый ход ее (уменьшение или увеличение).

4. У летучих мышей, питающихся сумеречными насекомыми, также имеются приспособления для вечернего лета (реакция на сумеречную освещенность, участие слухового аппарата и крыльев в ориентировке).

Литература

1. Космачевский А. С., Сумеречный лет некоторых пластинчатоусых жуков, Зоологический журнал, XX, вып. 2, 1941.— 2. Кузякин А. П., Материалы по экологии млекопитающих Кашано-Мургабской долины, сб. научн. студенч. работ, вып. 9,

МГУ, 1939.— 3. Мончадский А. С., Активность и суточный ритм нападения Monsonia richardii Fic. на человека в природных условиях, АН СССР, отд. биол. наук, 1945.— 4. Невский В. П., К изучению причин колебания численности яблочной плодожорки, Тр. Ср.-Азиат. ун-та, вып. 37, 1937.— 5. Принц Я. И., Материалы по вредителям винограда, вып. 3, 1932.— 6. Стрельников И. Д., К вопросу о продукции теплоты насекомыми при движении и под действием солнечной радиации, Изв. Научного ин-та им. П. Ф. Лесгафта, XIX, вып. 1, 1935.— 7. Таблицы для расчета природной освещенности, под рук. В. В. Шаронова, изд-во АН СССР, 1945.— 8. Хартридж Д., Слуховое управление полетом у летучих мышей, Успехи совр. биол., 22, вып. 1, 1946.— 9. Collins Donald L., Iris-pigment migration and its relations to behaviour in the codling moth, Journ. Exper. Zool., LXIX, No. 2, 1934.— 10. Krogh A. a. Zeuthen E., The mechanism of flight preparation in some insects, The Journal of Experimental Biology, vol. 18, No. 1, 1941.— 11. Meunjer, Experimentelles über den Schwärmetrieb und periodisches Auftreten verschiedener Aktivitätsformen bei dem Maikäfer (Melolontha melolontha F.), Ztschr. f. angew. Entomologie, 14, 1928.— 12. Park O., Studies in nocturnal ecology, VII. Preliminary observations on Panama rain forest animals, Ecology, vol. XIX, No. 2, 1938.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 5

О СПЕЦИФИЧЕСКОЙ РОЛИ АМФИБИЙ В ЛЕСНЫХ БИОЦЕНОЗАХ В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ ОБ ОЦЕНКЕ ЖИВОТНЫХ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ИХ ЗНАЧЕНИЯ ДЛЯ ЧЕЛОВЕКА

С. С. ШВАРЦ

Кафедра зоологии позвоночных Ленинградского государственного университета

Введение

Обилие особей различных форм Anura в лесной полосе Союза заставляет думать, что их еще недостаточно изученной ролью в жизни лесных биоценозов пренебрегать нельзя. С другой стороны, известно, что в желудках амфибий часто и в большем числе обнаруживаются формы, редко и неохотно поедаемые птицами, как-то: Formicidae [1, 3], фаланги [6], жужелицы Calosoma [3], бабочки Lycaenidae [7] и др. Не исключена, следовательно, вероятность, что значение амфибий в биоценозах увеличивается благодаря специфичности их кормового режима. Настоящая работа посвящена выяснению этого вопроса.

Наиболее широко распространенным, если не единственным общепризнанным, методом оценки кормового рациона наземных позвоночных является анализ содержимого их желудков. Выраженное в процентах количество определенных компонентов содержимого желудков дает объективное представление о характере питания изучаемой формы в данном месте и в данный отрезок времени. Однако этот метод не дает полного представления о роли изучаемого вида в биоценозе, так как, например, даже очень большое число съеденных птицей насекомых определенного вида может оказаться чрезвычайно малым по сравнению с огромной частотой встречаемости их в природе. С другой стороны, на основании простого анализа содержимого желудков невозможно судить о том, каков будет рацион вида в иных условиях, так как обычно трудно сказать, в какой мере характер питания животного определяется комплексом его инстинктов, методов охоты, и т. п. и в какой мере — просто относительным обилием того или иного корма.

Ввиду этого нам кажется, что понять кормовой рацион вида можно только сравнивая частоту встречаемости определенной добычи в желудке «врага» и в его охотничьих ареалах.

Материал и методика

Изучалось питание молодых остромордых лягушек (Rana terrestris terrestris) в лесном массиве, прилегающем к заповеднику «Лес на Ворскле» Курской обл., в сентябре 1945 г. Лягушки добывались с ограниченных участков молодого дубового леса (Quercetum aegopodiosum) с богатым травостоем, с преобладанием сныти (Aegopodium podograria) [1]. В этих участках два раза в неделю проводились количественные учеты насекомых путем энтомологического кошения сачком Четыркиной. Общее число всех выловленных во время учетов насекомых принималось за 100%, и таким образом относительное обилие того или иного вида можно было выразить в процентах встречаемости. Так как предварительные учеты (методом пробных площадок) почвенных насекомых выявили их крайнюю малочисленность в участках исследования, то нам кажется, что описанный метод дает, хотя и приближенную, но

[1] Так как подробная геоботаническая характеристика участков работы в данном случае не является необходимой, то она опускается из соображений экономии места.

тем не менее вполне объективную оценку относительного обилия различных членистоногих в охотничьих ареалах изучаемых видов.

Проценты встречаемости вычислялись не только для групп родственных форм, но и для отдельных видов и сравнивались с процентами поедаемости, которые вычислялись как отношение числа обнаруженных в желудке изучаемого «хищника» насекомых данного вида к их общему числу. Частное от деления процента поедаемости на процент встречаемости мы обозначаем как показатель поедаемости. Если степень поедаемости насекомого является простым следствием его относительного обилия, то показатель поедаемости должен быть равен единице. Если он меньше единицы, то это означает, что какие-то особенности насекомого (защитные приспособления, инстинкты, распределение по биотопу и т. д.) снижают его поедаемость. Наоборот, превышение над единицей показывает, что данный вид почему-либо поедается относительно больше других. На показатель поедаемости не влияет частота встречаемости отдельных видов насекомых, вследствие чего он непосредственно отражает охотничью специфику «хищника» и может, следовательно, помочь предсказать, как поведет себя этот последний в неизученной обстановке.

Для определения процентов встречаемости отдельных видов насекомых было проведено 12 учетов в различных участках района работы. Проанализирован 101 желудок Rana terrestris. Результаты этого анализа сопоставлялись с результатами исследования содержимого 46 желудков певчего дрозда (Turdus ericetorum), 55 — зяблика (Fringilla coelebs) и 89 — поползня (Sitta europaea) — птиц, кормящихся на изученных участках преимущественно (поползень частично) на земле.

Результаты работы

Данные анализа желудков сравниваемых форм приведены в таблице. Показатель поедаемости в ней указан только для тех форм, частота встречаемости которых поддается точному учету методом энтомологического кошения. В нее не включены те формы, которые были добыты птицами явно не в травяном ярусе. Таким образом таблица демонстрирует различия в поедаемости различных групп и видов членистоногих в одном и том же ярусе одного биотопа. Птицы отстреливались с несколько более широких участков, чем те, с которых проводился сбор амфибий, что учтено при вычислении показателей поедаемости.

Рассмотрение таблицы заставляет нас выделить большую группу форм, относительная поедаемость которых лягушкой значительно выше, чем любым из сопоставленных видов птиц. Сюда относятся: Staphilinidae (в первую очередь Paederus), Coccinellidae, клопы Pentatomidae и Coreidae (кроме Mesocerus marginatus), рапсовый клоп Eurydema oleracea, клопы Miridae, Homoptera и особенно Areneina. Этот список форм может быть легко разбит на две группы: 1) более или менее подвижные, криптически окрашенные членистоногие (Hemiptera, Homoptera и Araneina) и 2) формы, обладающие неприятным для птиц запахом или вкусом, большинство которых имеет яркую, бросающуюся в глаза окраску (Paederus, Coccinellidae, Eurydema oleracea, Miridae).

Другими словами, от всех птиц амфибии отличаются, во-первых, тем, что в их кормовой рацион в относительно значительно большем числе входят криптические формы, окраска которых предохраняет их от птиц (подробно этот тезис изложен в моей диссертации [2]). Амфибии берут добычу только во время движения; отсюда и меньшая степень эффективности покровительственной окраски.

Правильность этого объяснения подтверждается тем фактом, что чем совершеннее криптизм жертвы, тем разница между ее поедаемостью лягушкой и птицами больше. Так, относительная поедаемость пауков птицами в десятки раз меньше, чем лягушкой, а по отношению к клопам это различие едва намечено (см. таблицу).

С другой стороны, «вкусы» амфибий видимо значительно отличаются от таковых птиц; они менее разборчивы в выборе добычи, вследствие чего оказывают главное, решающее давление на многие формы, оставляемые птицами без внимания.

Существенным моментом является также малая подвижность лягушек во время охоты. Этим можно объяснить тот факт, что они поедают

гораздо больше быстрых и осторожных насекомых (Diptera), чем птицы, передвигающиеся по земле главным образом прыжками. Хорошим доказательством такого взгляда служит то обстоятельство, что в желудке поползня, делающего при охоте очень мало резких движений, мы находим значительно больше двукрылых, чем в желудках дрозда и зяблика (см. таблицу).

Поедаемость различных членистоногих остромордой лягушкой и птицами

№ п/п	Хищник / Добыча	Rana terrestris			Turdus ericetorum			Sitta europaea			Fringilla coelebs		
		число особей в желудках	то же в % (процент поедаемости)	показатель поедаемости	число особей в желудках	то же в % (процент поедаемости)	показатель поедаемости	число особей в желудках	то же в % (процент поедаемости)	показатель поедаемости	число особей в желудках	то же в % (процент поедаемости)	показатель поедаемости
1	Apion sp.	56	10,5	—	3	1,1	—	80	12,9	—	70	33,1	—
2	Haltica saliceti	4	0,8	2,0	16	6,1	1,9	21	5,7	7,4	2	0,8	1,3
3	Harpalinae	18	3,7	—	64	24,3	—	2	0,5	—	—	—	—
4	Carabinae	—	—	—	12	4,5	—	4	1,1	—	—	—	—
5	Paedurus sp.	14	2,7	3,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	Прочие почвенные Staphilinidae	10	1,9	—	2	0 8	—	—	—	—	—	—	—
7	Coccinella 7-punctata	2	0,4	—	—	—	—	2	0,5	0,3	—	—	
8	Thea 22-punctata	1	0,2										
9	Neococcinella 14-pustulata	22	4,0	1,4	4	1,5	0,5	—	—	—	—	—	—
10	Propylea 14-punctata												
11	Geotrupes sp.	—	—	—	19	7,2	—	—	—	—	—	—	—
12	Мелкие Aphodiini	—	—	—	5	1,9	—	—	—	—	—	—	—
13	Гусеницы Geometridae	12	2,5	0.8	—	—	—	6	1,6	1,2	4	1,7	0,6
14	Гусеницы прочих Lepidoptera	117	2,06	1,0	10	3,8	0,4	10	2,6	2,0	6	2,6	1,1
15	Muscidae	36	7,0	6,5	—	—	—	18	4,9	7,0	2	1,9	—
16	Различные Nematocera	5	1,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17	Formicidae	*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	Mesocerus marginatus	4	0,8		2	0,8		24	6,7				
19	Stenocephala agilis	6	1,3		—	—		6	1,6		2	0,8	1,3
20	Rhopalis sp.	16	3,2	1,6	—	—	1,3	1	0,3	0,8	—	—	—
21	Aelia acuminata	10	1,9		4	1,5		1	0,3		—	—	—
22	Прочие скромно окрашенные Coreidae и Pentatomidae	8	1,6		2	0,8		4	1,1		—	—	—
23	Eurydema oleracea	4	0,8	2,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24	Miridae	4	0,8	0,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	Aphrophora alni	2	0,4		—	—	—	4	1,1		—	—	—
26	Cicadella viridis	2	0,4	1,1	—	—	—	—	—	0.3	—	—	—
27	Неопределенные Homoptera	14	2,7		—	—	—	—	—		—	—	—
28	Ectobius lapponicus	2	0,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
29	Araneina	90	17,7	0,4	—	—	—	6	1,1	0,01	6	2,6	0,01

* Следует обратить внимание на отсутствие в желудке R. terrestris муравьев.

Важным моментом в охотничьей характеристике Rana terrestris является отсутствие у нее выраженной пищевой специализации, которая столь характерна для большинства птиц. Эта черта внешне очень рельефно выражается в большом разнообразии поедаемых форм (см. таблицу).

Обсуждение результатов

Как видно из изложенного, специфика кормового рациона Rana terrestris по сравнению с птицами не обусловливается ее видовыми особенностями, а является следствием особенной биологии всех Anura. Это значит, что характер питания других видов будет подчиняться тем же правилам. Из этого можно заключить, что основное значение амфибий в биоценозах заключается в истреблении криптических и апосематических форм, многие из которых почти не поедаются птицами. Следовательно, можно признать за амфибиями самостоятельную, особую роль в экологии органических сообществ, роль, которая не определяется, а лишь усугубляется большой частотой их встречаемости и прожорливостью. Этой ролью нельзя пренебрегать и при оценке амфибий с точки зрения их значения для человека. Размножение ряда вредителей сельского и лесного хозяйства, которые неохотно поедаются птицами, может быть сдержано амфибиями, отсутствие пищевой специализации которых будет способствовать их переключению на массовый корм [5].

Из нашего списка мы можем указать на такого, не поедаемого птицами вредителя, как рапсовый клоп (Eurydema oleracea), и на различных Miridae, многие из которых также могут приносить серьезный вред (люцерновый клоп Adelphocoris lineolatus, свекловичный клоп Poeciloscyctus cognatus и др.). Этот вопрос несомненно требует специальной разработки, нам же здесь только хотелось подчеркнуть, что оценка питания насекомоядных форм показателей поедаемости может иметь не только теоретический, но и практический интерес, так как дает в руки зоолога материал для предвидения поведения животного (в данном случае амфибий) в неизученной обстановке.

Выводы

1. Для анализа характера питания несекомоядных животных недостаточно руководствоваться процентным содержанием различных видов членистоногих в желудке «хищника». Крайне желательным является установление хотя бы приближенных показателей поедаемости, которые вычисляются как отношение процента поедаемости (количество съеденных особей данного вида по отношению к общему числу съеденных особей) к проценту встречаемости (относительное обилие вида, полученное в результате количественных учетов в охотничьих ареалах изучаемого «хищника»).

2. Применение метода показателей поедаемости к анализу характера питания Rana terrestris terrestris, с одной стороны, и Fringilla coelebs, Sitta europaea и Turdus ericetorum, с другой, показало, что амфибии оказывают основное давление на криптически окрашенные формы, на насекомых, защищенных от птиц своими вкусовыми свойствами, и (в относительно меньшей мере) на быстрых, осторожных насекомых.

3. Специфика кормового режима амфибий является следствием их относительно ничтожной пищевой специализации, меньшей требовательности по отношению к вкусовым качествам добычи, малой подвижности во время охоты и, наконец, способности схватывать только подвижную добычу.

Литература

1. Красавцев В. А., К биологии обыкновенной чесночницы, Природа, № 7, 1939.— 2. Шварц С. С., Эфективность криптической окраски (рукопись, диссертация), 1946.— 3. Burges A. E., Collins C. W., U. S. Dep. Agr. Bull., No. 417, 1917.— 4. Hamilton W. J., Copeia, vol. 30, No. 2, 1930.— 5. Pock H. J., Toads in regulating insect outbreaks. Copeia, vol. 107, 1922.— 6. Smollwood N., Copeia, vol. 169, 1928.— 7. Shiros G., Nat. Geogr. Mag., vol. 40, No. 2, 1921.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 5

О РОСТЕ РОГОВ И СТРОЕНИИ ЧЕРЕПА У ДИКИХ БАРАНОВ

В. И. ЦАЛКИН

Зоологический музей Московского государственного университета

Как это хорошо известно, рога у полорогих растут, не сменяясь, в течение всей жизни животного. У многих видов этого семейства, к числу которых принадлежат и дикие бараны, на поверхности рогов можно различить границы между отдельными участками, или сегментами, относящимися к различным годам жизни животного. Появление границ между годовыми сегментами обусловлено перерывами в росте рогов, связанными с неблагоприятными условиями существования, преимущественно питания, в зимние месяцы. Возможно, что известную роль играет также и размножение, начало которого совпадает у баранов с концом осени или первыми месяцами зимы. В зимнее время равномерное отделение слоев рогового вещества от продуцирующей его части основания рога прекращается. Сначала прекращается образование только самых наружных слоев, а потом все более и более глубоких, ближе лежащих к костному стержню рога. В конечном результате, между соседними годовыми сегментами развивается довольно глубокая борозда.

Не у всех экземпляров и не на всех участках рога эти границы бывают выражены одинаково отчетливо. У самок, например, вследствие тонкости стенок рога, они намечены обычно весьма слабо. Что же касается самцов, то у них в большинстве случаев при известном опыте их удается различать без особых затруднений. Наиболее ясно обозначены границы между годовыми сегментами у баранов северо-восточной Сибири, имеющих относительно гладкую поверхность рогов. У всех остальных форм баранов Евразии эти границы несколько маскируются имеющейся на поверхности рогов сильно развитой и разнообразной по форме скульптурой. Вообще же надо заметить, что труднее всего обнаружить границы между годовыми сегментами на тех рогах, которые принадлежали зверям, погибшим от тех или иных причин и длительное время пробывшим под открытым небом, на поверхности почвы. Под влиянием разного рода атмосферных агентов рога мертвых зверей разрушаются довольно быстро: поверхность их расщепляется на отдельные мелкие листочки, причем образуется большое количество углублений и борозд разной величины, нередко совершенно затушевывающих границы между отдельными сегментами. Не исключена возможность, что в разрушении рогов, помимо атмосферных факторов, принимают участие и некоторые органические агенты, подобные грибкам Onygena equina, вызывающим гидролиз рогов и копыт у домашнего скота, и Onygena corvina, оказывающим подобное же действие на перья птиц.

Описанные выше границы позволяют определить размеры каждого отдельного годового сегмента рогов и таким образом получить представление о динамике их роста. Длина сегментов легко определяется измерением обыкновенной сантиметровой лентой по середине лобной поверхности или же по нижнему ребру рогов[1]. Ширина поверхности измеряется штангенциркулем у вершины и у основания сегментов. Взятые порознь, длина и ширина не дают, однако, вполне целостного представления об общей величине сегментов. Наилучшим образом этой цели могли бы служить цифры, иллюстрирующие объем последних. Но вычисление точного объема математическим путем — задача крайне трудная, ибо рог не представляет собой правильной геометрической фигуры. Практическое определение точного объема, например, погружением в воду или заполнением полости рога сыпучим веществом, пользуясь для этой цели коллекционным материалом, также встречает значительные технические трудности. Вынужденные отказаться по указанным причинам от попытки

[1] В отношении первого годового сегмента следует иметь в виду, что он подвергается сильному снашиванию и у старых зверей может отсутствовать полностью. Поэтому для определения его размеров надлежит пользоваться рогами молодых особей.

определения точного объема, мы прибегли к очень простому способу, позволяющему вычислить приблизительный объем как отдельных сегментов, так и рога в целом. Предлагаемый нами способ основан на том принципе, что рога самцов в поперечном сечении приближаются по форме к треугольнику. Основанием его служит лобная поверхность, а боковыми сторонами — височная и затылочная поверхности. Вершину треугольника составляет таким образом точка, лежащая на нижнем ребре рога. Условно принимая поперечное сечение рога за треугольник и имея возможность легко определить основание (т. е. ширину лобной поверхности) и высоту его (т. е. расстояние от лобной поверхности до нижнего ребра), мы можем вычислить размеры площади поперечного сечения у основания и вершины каждого отдельного сегмента. В схеме годовые сегменты рогов могут быть представлены как усеченные пирамиды, объем которых должен определяться по обычной для этих фигур геометрической формуле. Надо только учитывать, что каждый сегмент более или менее сильно изогнут и длина его по лобной поверхности всегда больше длины по нижнему ребру. Поэтому для определения высоты сегмента, рассматриваемого как усеченная пирамида, необходимо вычислить полусумму длины его по нижнему ребру и лобной поверхности. Располагая всеми этими исходными данными, мы определяем объем сегментов по формуле

$$V = \frac{h}{3}(B + b + \sqrt{Bb}),$$

где B и b — площади основания и вершины, а h — высота.

Определенный подобным образом объем сегментов, как уже отмечалось выше, не точен, но тем не менее позволяет составить известное представление о соотносительных размерах их и выразить в цифрах хорошо видимые глазом различия между ними.

В табл. 1 нами приведены средние арифметические абсолютной длины годовых сегментов (по лобной поверхности) у баранов Памира (O. ammon poli). Эти данные обнаруживают, что сегменты различных лет сильно отличаются друг от друга по своей длине. Биометрическое исследование материала показывает, что различия в этом отношении между сегментами вполне реальны и, следовательно, рост рогов в длину происходит в течение жизни животного неравномерно. Довольно длинный сегмент первого года уступает в этом отношении второму, который у преобладающего большинства экземпляров превосходит все остальные. Как правило, начиная с третьего года жизни длина сегментов постепенно сокращается и каждый последующий сегмент оказывается короче предыдущего. Таким образом интенсивность роста рогов в длину возрастает у баранов Памира на протяжении двух первых лет жизни и прогрессивно замедляется в последующие.

Таблица 1

Средние арифметические абсолютной длины годовых сегментов рогов по лобной поверхности (в см) у баранов Памира (n = 87)

Сегменты	Lim.	M	± m	M. diff.
1	15—32	21,88	1,17	—
2	17—60	31,55	1,43	5,19
3	15—45	25,50	0,91	3,00
4	15—29	21,76	0,63	3,40
5	10—27	15.84	0,86	5,69
6	8—20	12,04	0,56	3,80
7	7—13	9,75	0,36	3,41
8	5—10	7,40	0,48	3,91
9	4— 8	5,70	0,46	2,50
10	3— 5	4,10	0,30	2,96

Аналогичные соотношения между сегментами по длине мы наблюдали и у всех других исследованных нами баранов, так что констатированная закономерность свойственна всей этой группе животных. У баранов с рогами небольших размеров исключений из этого правила мы или не находили совершенно, или они встречались довольно редко — у 5—10% исследованных экземпляров, где наибольшую длину имел

сегмент третьего года. Наоборот, у форм баранов с крупными рогами исключения подобного рода довольно обыкновенны; они наблюдались у 20—40% исследованных экземпляров.

Несмотря на сходство общей картины, росту рогов в длину у различных форм диких баранов свойственны некоторые особенности. Для изучения этого вопроса обратимся к рассмотрению не абсолютных, а относительных размеров длины годовых сегментов, выраженных в процентах от длины наибольшего — второго сегмента (рис. 1). Как видно из

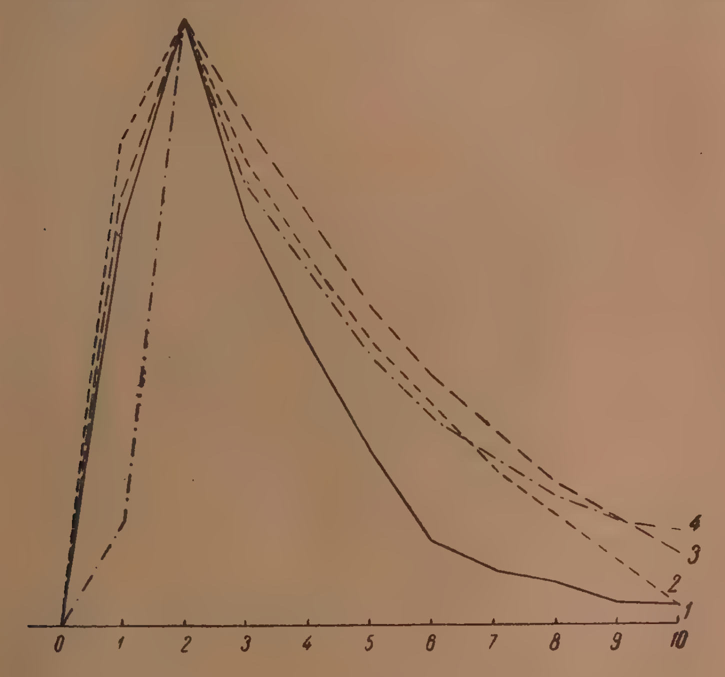


Рис. 1. Диаграмма роста рогов в длину у различных форм диких баранов

1 — O. ammon musimon, *2* — O. ammon cycloceros, *3* — O. ammon poli, *4* — O. canadensis nivicola

рисунка, рост рогов в длину у баранов островов Корсики и Сардинии (O. ammon musimon) сокращается начиная с третьего года жизни очень быстро. Так, например, сегмент пятого года составляет у них всего 29%, а сегмент десятого года только 5% длины второго сегмента. В то же время у баранов Памира снижение темпа роста происходит значительно медленнее и сегмент пятого года составляет 51%, а сегмент десятого года — 13% длины второго. Бараны Туркмено-Хоросанских гор (O. ammon cycloceros) занимают в этом отношении промежуточное положение между двумя упомянутыми выше расами.

Обращает на себя внимание тот факт, что констатированные выше различия в темпе роста рогов в длину у различных форм диких баранов находятся в известной связи с размерами рогов у них. Примерно такое же относительно медленное снижение темпа роста, как у баранов Памира, мы обнаружили и при исследовании ряда других рас, имеющих крупные рога, в частности у баранов Алтая (O. ammon ammon), центрального Тянь-Шаня, (O. ammon karelini), Северного Казахстана (O. ammon collium) и др. И наоборот, у баранов с рогами небольших размеров, каковы звери из Закавказья (O. ammon gmelini), Пенджаба (O. ammon punjabiensis), Таджикистана (O. ammon bochariensis) и т. п.,

наблюдается относительно быстрое снижение роста в длину, напоминающее картину, описанную выше для O. ammon musimon.

Таким образом увеличение длины рогов у взрослых зверей, принадлежащих к расам, которым свойственны рога крупных размеров, относительно гораздо больше, чем у особей, принадлежащих к расам с небольшими рогами. Соответственно этому, различия между расами баранов по длине рогов минимальны в начальных стадиях постэмбрионального развития и прогрессивно увеличиваются с возрастом.

Несколько особняком от остальных стоят по характеру роста рогов в длину бараны Камчатки и других рас, населяющих северо-восточную Сибирь. Они, пожалуй, ближе всего к баранам Памира и другим формам, имеющим крупные рога, но отличаются слабым ростом рогов на первом году жизни. Об этом ясно свидетельствует длина первого сегмента, составляющего, в среднем, всего 28% длины второго (рис. 1).

Таблица 2

Средние арифметические абсолютной величины площади поперечного сечения рогов при основании годовых сегментов (в см²) у баранов Памира (n = 87)

Сегменты	Lim.	M	±m	M. diff.
1	4—18	8,74	0,88	—
2	15—40	25,10	1,26	10,75
3	25—50	35,60	1,09	6,32
4	35—60	46,50	1,19	6,84
5	40—70	52,20	1,47	3,00
6	45—70	52,50	1,63	0,14
7	45—70	54,00	2,00	0,57
8	45—70	53,10	1,85	0,33
9	45—70	52,90	1,59	0,08
10	45—70	53,70	1,74	0,34

Одновременно с ростом рогов в длину происходит также увеличение ширины их поверхностей, а следовательно, и площади поперечного сечения. У баранов Памира, например, площадь поперечного сечения у основания первого сегмента еще довольно мала (табл. 2), но резко возрастает на протяжении второго сегмента, увеличиваясь к основанию последнего, в среднем, почти в три раза. Заметно продолжает возрастать поперечное сечение также и на протяжении третьего, четвертого и пятого годовых сегментов. К основанию пятого сегмента поперечное сечение рогов достигает своего полного развития и далее, как показывают приведенные цифры, сколько-нибудь значительно не увеличивается.

Подобный ограниченный рост ширины поверхностей рогов имеет место и у всех остальных форм диких баранов. Однако время, к которому рог по величине площади поперечного сечения достигает полного развития, не одинаково у различных рас (рис. 2). У баранов с небольшими рогами, каковы, в частности, O. ammon musimon, поперечное сечение обычно достигает полных размеров к основанию четвертого сегмента. Та же картина наблюдается, в общем, и у O. ammon cycloceros, имеющих рога средних размеров. У баранов с крупными рогами, как памирские и некоторые другие, ширина поверхностей продолжает возрастать чаще всего до пятого сегмента, а у алтайских — даже до шестого. Еще более длительно, на протяжении шести годовых сегментов, происходит увеличение поперечного сечения рогов у баранов Камчатки и других форм из северо-восточной Сибири.

Вполне естественно, что описанные выше особенности роста рогов в длину и по ширине у различных форм диких баранов определяют заметные различия между ними и по характеру роста объема рогов. У баранов Памира (табл. 3) сегмент первого года, несмотря на значитель-

ную длину, по объему невелик. На втором году жизни рост объема значительно усиливается и второй сегмент более чем в пять раз превосходит предшествовавший. Еще более крупных размеров достигает сегмент третьего года, свидетельствуя о продолжающемся увеличении интенсивности роста рогов. Сходны с ним по объему сегменты четвертого и пятого годов. Повидимому, на протяжении этих трех лет рост рогов по объему происходит довольно равномерно. Начиная с шестого года вполне отчетливо обозначается сокращение объема сегментов, так что каждый последующий оказывается, как правило, меньше предыдущего. M. diff. шестого и последующих сегментов, вычисленный по отношению к сегменту четвертого года, показывает, что объемы сегментов совершенно закономерно и последовательно сокращаются. Таким образом рост рогов по объему прогрессивно возрастает в первые годы жизни, достигает максимума на третьем, четвертом и пятом году, в течение которых происходит довольно равномерно, после чего начинает сокращаться и у старых особей осуществляется в незначительных размерах.



Рис. 2. Диаграмма роста площади поперечного сечения рогов у различных форм диких баранов (обозначения те же, что на рис. 1)

Неравномерность роста рогов по объему совершенно ясно обнаруживается и у всех других исследованных нами форм диких баранов, хотя между отдельными расами намечаются существенные различия

Таблица 3

Средние арифметические абсолютной величины объема (n = 87) годовых сегментов рогов (в см³) у баранов Памира

Сегменты	Lim.	M	± m	M. diff.
1	30— 180	80	13,88	—
2	200—1 000	420	36,30	8,80
3	400—1 200	603	36,50	3,60
4	400—1 200	654	36,00	1,00
5	300—1 100	594	40,00	1,10
6	200— 900	458	35,50	3,80
7	200— 500	390	17,00	6,60
8	200— 350	280	11,20	18,30
9	150— 250	202	9,30	31,10
10	120— 200	156	8,30	39,80

(рис. 3). У O. ammon musimon и у других форм с небольшими рогами максимальная интенсивность роста рогов по объему приходится на несколько более ранние сроки, чем у баранов Памира, а именно на второй, третий и четвертый годы жизни. Обычно, начиная с пятого года, объем сегментов весьма быстро сокращается. У баранов с крупными рогами, как и у баранов Памира, наиболее интенсивный рост рогов по объему приходится на третий, четвертый и пятый годы, т. е. на год позднее. Равным образом снижение объема сегментов, обозначающееся

отчетливо обычно с шестого года жизни, протекает у них заметно медленнее, чем у рас с рогами небольших размеров. Поэтому увеличение объема рогов уже у вполне взрослых зверей здесь продолжает ос-

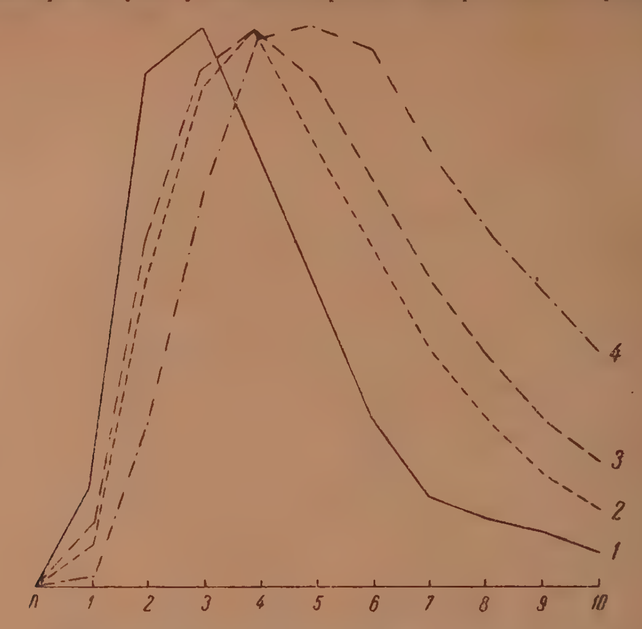


Рис. 3. Диаграмма роста объема рогов у различных форм диких баранов (обозначения те же, что на рис. 1)

таваться более значительным. Бараны с рогами средних размеров, как O. ammon cycloceros, имеют кульминационный рост рогов по объему в те же годы, что и бараны с крупными рогами. Однако наблюдающееся у них более быстрое сокращение роста в годы, следующие за кульминационным периодом, обозначают их промежуточное положение между двумя указанными выше группами форм.

Изучение соотносительных размеров сегментов рогов по объему у баранов Камчатки обнаруживает, прежде всего, очень слабое развитие первого сегмента, составляющего, в среднем, только 2% объема наибольшего. Объемы следующих сегментов возрастают довольно медленно, и период максимального роста относится к четвертому, пятому и шестому годам жизни. Начиная, как правило, с седьмого года, объемы сегментов постепенно, хотя и медленнее, чем у всех рассмотренных выше баранов, сокращаются. Но даже у старых, десятилетних зверей прирост объема рогов еще продолжает оставаться очень значительным.

В связи с предпринятым анализом роста небезынтересно в нескольких словах остановиться на вопросе о том, как с возрастом меняются соотношения различных рас по размерам рогов. Рассмотрим с этой целью рога баранов Памира, как представителей рас с крупными рогами, и баранов Корсики и Сардинии, имеющих рога небольших размеров. Определяя объемы годовых сегментов у этих последних в процентах к объему соответствующих сегментов у баранов Памира, получаем весьма показательные соотношения (рис. 4). Оказывается, что различия в величине сегментов у этих баранов наименее значительны в первые годы жизни и резко возрастают в последующие. Обстоятельство это можно, вероятно, рассматривать как указание на сравнительно более позднее происхождение различий между отдельными расами по размерам рогов.

Изложенные выше данные показывают, что росту рогов у диких баранов свойственны определенные закономерности. На течение этого процесса оказывают существенное влияние различные факторы внешней

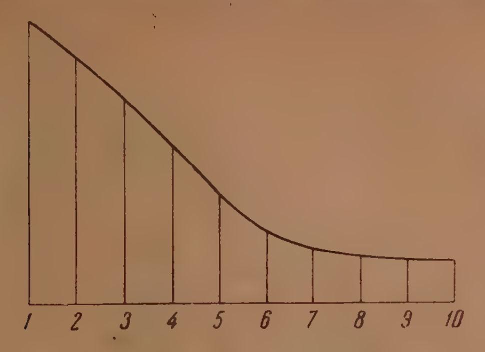


Рис. 4. Объем годовых сегментов рогов у O. ammon musimon в процентах к объему одноименных сегментов у O. ammon poli

среды, которые могут у отдельных экземпляров несколько искажать его. Но при исследовании крупных серий рогов описанные закономерности роста их выявляются вполне отчетливо.

Дикие бараны — одна из наиболее разнообразных и широко у нас распространенных групп парнокопытных — до настоящего времени со стороны краниологической структуры почти не изучались. Даже авторы монографических описаний или вовсе не упоминают о строении черепа, как, например, Р. Лидеккер (R. Lydekker [4, 5], или ограничиваются самыми общими характеристиками, столь же лаконичными, сколь и поверхностными, как Н. А. Северцов [2] и Н. В. Насонов [1]. Столь мало понятное, на первый взгляд, пренебрежение краниологией отражает устремление в сущности всех предшествующих исследователей к изучению только рогов, рассматривавшихся ими, если не как единственный и универсальный, то во всяком случае как важнейший признак для дифференциации диких баранов.

Мы не ставили перед собой задачу дать в настоящей статье подробный очерк краниологии этих животных, подобная тема слишком обширна. Поэтому мы оставляем в стороне баранов северо-восточной Сибири — группу географических рас азиатско-американского вида O. canadensis Shaw., по строению черепа и ряду других признаков резко обособленных от остальных баранов Евразии.

Эти последние краниологически хорошо характеризуются следующими признаками: 1) костные стержни рогов длинные и относительно тонкие, так что длина их у самцов всегда больше обхвата при основании и превышает общую длину черепа; 2) слезные ямки выражены вполне ясно; 3) мозговая коробка короткая и не превышает 43% общей длины черепа; 4) носовые кости длинные, всегда не менее 34% общей длины черепа; 5) череп высокий и довольно узкий в области глазниц; ширина его по задним стенкам глазниц равна примерно высоте.

На протяжении обширной области своего распространения этот тип черепа обнаруживает сильные географические изменения, образуя две основные вариации, соответствующие видам или видовым комплексам, намечаемым некоторыми предшествовавшими авторами. Одна из них (рис. 5 и 6), которую мы условно называем типом «муфлона», характеризуется относительно мелкими размерами черепа, общая длина которого не превышает 300 мм. Костные стержни рогов довольно длинны, но тонки, и обхват у основания составляет примерно 60% длины их.

Высшая точка лба лежит над орбитами или незначительно позади их. Затылочная область сильно выдается назад, за линию задних краев оснований костных стержней рогов. Лобная кость невелика и менее



Рис. 5. Череп взрослого самца с острова Кипра (O. ammon ophion Blyth.)



Рис. 6. Череп взрослого самца с острова Кипра (O. ammon ophion Blyth.)

сильно изогнута в вертикальном направлении. Темянная кость, наоборот, относительно крупна, и удельный вес ее в формировании зарогового отдела свода значителен. Зароговой отдел пологий, и линия его составляет острый угол с горизонтальной осью черепа. Верхняя затылочная кость сильно изогнута, и чешуя ее образует с основанием ясно выраженный угол. Морда довольно низкая, узкая и короткая, до 60%

общей длины черепа. Межчелюстные кости также короткие и, как правило, не внедряются между носовыми и верхними челюстными костями. Переднее носовое отверстие довольно короткое и узкое. Вставочные косточки между носовыми, межчелюстными и верхними челюстными костями встречаются очень редко. Глазницы относительно крупные. Fossa mesopterygoidea узкая. Затылочные мыщелки невелики. Срастание швов черепа обычно невелико.



Рис. 7. Череп взрослого самца с Алтая (O. ammon ammon L.)



Рси. 8. Череп взрослого самца с Алтая (O. ammon ammon L.)

Вторая вариация черепа (рис. 7 и 8), которую мы называем типом «аргали», отличается от первой гораздо более крупными размерами (общая длина черепа более 300 мм) и рядом существенных структурных особенностей. Костные стержни рогов гораздо толще, и обхват их у основания составляет более 70% длины. Высшая точка лба сдвинута назад и лежит далеко позади орбит. Зароговая часть черепа очень крута, почти отвесна, и угол ее с горизонтальной осью черепа приближается к прямому. Чешуя и основание верхней затылочной кости не образуют резкого угла между собой и, вместе с зароговой частью свода, вытяну-

ты в общую, почти прямую линию. В силу указанных причин затылочная область черепа лишь незначительно выделяется за линию задних краев оснований костных стержней рогов. Лобная кость очень крупна и сильно изогнута в вертикальном направлении. Темянная кость, наоборот, мала и значение ее в формировании зароговой части свода невелико. Морда высокая, широкая и длинная (более 60% общей длины черепа). Межчелюстные кости крупные и внедрение их между носовыми и верхними челюстными костями обычное явление. Вставочные косточки между межчелюстными, носовыми и верхними челюстными костями встречаются очень часто. Переднее носовое отверстие относительно длинное и широкое. Глазницы сравнительно невелики. Fossa mesopterygoidea широкая. Затылочные мыщелки крупны. Срастание швов, в особенности всей верхней части черепа, очень сильно и осуществляется рано.

Таковы основные дифференциальные особенности черепов типа «муфлона» и типа «аргали». Выше уже отмечалось, что оба они довольно ясно характеризуют определенные группы рас диких баранов. Так, череп типа «муфлон» имеют географические расы, населяющие западную часть ареала, простирающуюся от островов Средиземного моря на восток до верхнего Инда, Пенджаба и Белуджистана. Краниологический тип «аргали» свойственен формам восточной части ареала, населяющим системы Тянь-Шаня, Памира, возвышенности Казахской складчатой страны и обширные области Центральной Азии, от Гималаев на юге, до южной Сибири и Забайкалья на севере. Оба эти типа находятся по отношению друг к другу в состоянии явственного географического викариата, и мы не знаем мест, где они были бы распространены совместно.

Заслуживает внимания, что краниологические типы «муфлона» и «аргали» не представляют собой образований вполне монолитных, и в пределах распространения каждого из них можно констатировать довольно последовательные и закономерные географические изменения. Так, наиболее мелкие представители краниологического типа «муфлона» населяют острова Средиземного моря, западный и юго-западный Иран. Структурные особенности названного типа выражены у них резче, чем у каких-либо иных форм. Далее, в направлении на север и северо-восток наблюдается увеличение общих размеров черепа и, параллельно ему, ослабление характерных особенностей типа «муфлона» и появление структурных черт, свойственных типу «аргали». В Туркмено-Хоросанских горах, Парапамизе, Ладаке, Усть-Урте и Кизыл-Кумах череп приобретает явственно промежуточные черты между обоими этими типами. По существу дела бараны этих областей (отчасти вместе с баранами Кара-Тау) могли бы быть отнесены к третьему краниологическому типу, имеющему промежуточный характер между двумя упомянутыми выше. Равным образом и тип «аргали» наименее отчетливо выражен у форм, населяющих западные пределы области его распространения, прогрессивно увеличиваясь в том же общем направлении с запада на восток. Таким образом мы должны констатировать, что рассмотренные краниологические типы не представляют собой морфологически обособленных систем. Хотя каждый из них и характеризует определенные группы рас, однако даже крайние варианты этих типов оказываются связанными между собой многочисленными и географически последовательными переходными формами. Сопоставляя размеры и структурные особенности баранов Западной, Средней и Центральной Азии, мы можем убедиться, что тип «аргали» в известной морфологической и географической последовательности развивается из типа «муфлона» (рис. 9). Правильнее, пожалуй, было бы говорить поэтому не о двух или трех краниологических типах у этих баранов, а об одном, претерпевающем закономерные географические изменения, ибо череп мелкого барана с

островов Средиземного моря или юго-западного Ирана и череп огромного барана из Алтая суть лишь конечные звенья одной и той же неразрывной цепи форм.

Анализируя сущность структурных различий между краниологическими типами «муфлона» и «аргали», нельзя не обратить внимания на тот факт, что они в значительной степени аналогичны наблюдающимся у баранов возрастным различиям. В связи с этим необходимо в нескольких словах остановиться на изменениях, которые происходят в черепе баранов в процессе постэмбрионального развития. Эти изменения наиболее сильно проявляются в лобной и затылочной области черепа, кардинальным образом нарушая их первоначальные очертания и создавая у взрослых особей совершенно специфическую картину. О том, сколь сильны взрослые изменения, дает представление приводимая ниже схема (рис. 10), изображающая череп в сагиттальном разрезе (по средней линии, между основаниями стержней рогов) у самцов различного возраста. Она показывает, как вместо пологих сферических очертаний всей лобной и затылочной области, имеющихся у новорожденных, постепенно развиваются угловатые очертания, свойственные указанной области у взрослых зверей. Основная причина этого явления заключается в появлении и прогрессирующем развитии костных стержней рогов. Интенсивно увеличиваясь в своих размерах, последние обусловливают коррелятивно связанный с ними сильный рост всей лобной кости. Удельный вес последней, производными которой являются костные стержни рогов, в формировании крыши черепа постепенно возрастает. Соответственно этому удельный вес темянной кости, все сильнее оттесняемой



Рис. 9. Изменения профиля черепа у взрослых самцов различных географических рас (сагиттальный разрез черепа)

1 — O. ammon laristanica Nas., 2 — O. ammon gmelini Blyth., 3 — O. ammon cycloceros Hutton, 4 — O. ammon poli Blyth., 5 — O. ammon ammon L.

в затылочную область, заметно снижается. Достаточно сказать, что у баранов Копет-Дага эта последняя составляет у новорожденных 55% длины лобной кости по изгибу, в трехмесячном возрасте — уже всего 40%, а у зверей двух лет и старше колеблется от 22 до 32%, в зависимости от мощности костных стержней и связанной с ними величины лобной кости. Разрастающиеся костные стержни рогов (они растут

вверх и одновременно назад) как бы увлекают за собой в том же направлении лобные кости, обусловливая интенсивный рост их в вертикальном направлении. На поверхности лобных костей, между основаниями костных стержней, образуется прогрессирующий с возрастом перегиб, на котором лежит высшая точка лба и черепа вообще, постепенно перемещающаяся кзади. Вследствие разрастания лобных костей вверх их передняя, предроговая часть приобретает более резкий подъем, чем обусловливается образование значительной вогнутости в об-



Рис. 10. Возрастные изменения профиля черепа у самцов баранов Копет-Дага (O. ammon cycloceros Hutton)

1 — новорожденный, *2* — девяти месяцев, *3* — двух лет, *4* — четырех лет

ласти основания носовых костей. Равным образом и зароговая часть лобных костей, в силу тех же причин, спускается аборально более круто. На поверхности затылочной кости развивается сильно выдающийся назад поперечный гребень, служащий для прикрепления мощной мускулатуры шеи. Чем сильнее развиты рога и костные стержни их, тем круче линия предроговой и зароговой части их, тем сильнее развит гребень на верхней затылочной кости и заметнее выявляются в конфигурации черепа описанные выше возрастные особенности. Рога представляют собой основную причину, определяющую размеры и характер возрастных изменений лобной и затылочной области черепа у самцов. Это и естественно, ибо столь крупное и массивное образование, развивающееся на черепе, не может не наложить отпечатка на всю его структуру.

Прекрасное подтверждение той огромной роли, которую играет развитие рогов в формировании конфигурации черепа, мы находим при изучении самок (рис. 11). Последним, как известно, свойственны рога гораздо меньших размеров, чем у самцов, а иногда они и вовсе бывают комолыми. По своей конфигурации черепа взрослых самок обнаруживают большое сходство с черепами молодых самцов, еще имеющих только небольшие рога и сохраняющих поэтому в строении черепа ряд специфически ювенильных черт. Сравнивая между собой конфигурацию черепа у новорожденных зверей, взрослых самок и взрослых самцов, мы констатируем со всей очевидностью, что взрослые самки занимают между ними промежуточное положение и по отношению к самцам представляются гипоморфными. Еще более наглядно выступает зависимость между развитием рогов и строением черепа у комолых самок, которые

в совершенно взрослом состоянии сохраняют поразительно ярко выступающие ювенильные черты (рис. 11).

Возвращаясь к возрастным изменениям черепа у самцов, надо заметить, что у всех исследованных нами форм диких баранов они происходят в том же направлении и имеют в общем тот же характер, что и у описанных выше баранов Копет-Дага. Однако у самцов тех рас, ко-

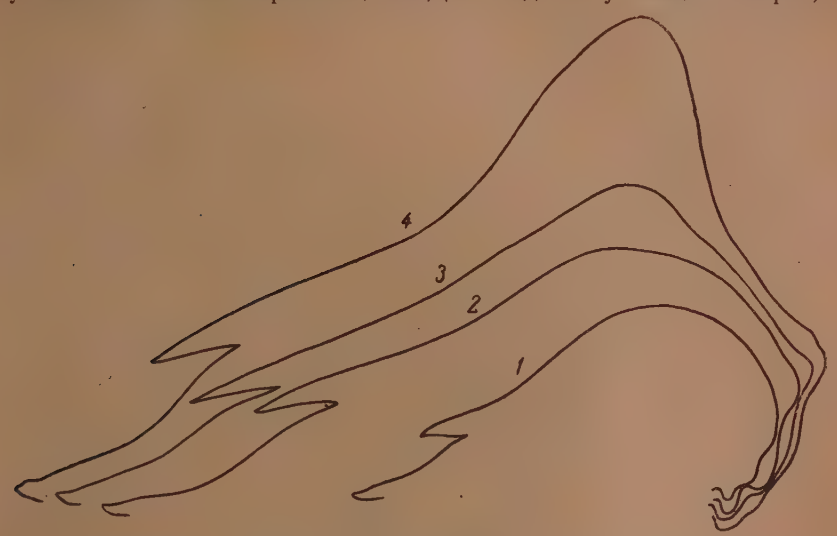


Рис. 11. Возрастные изменения профиля черепа у баранов Копет-Дага (O. ammon cycloceros Hutton)

1 — новорожденный, *2* — взрослая комолая самка, *3* — взрослая рогатая самка, *4* — взрослый самец

торым свойственны крупные рога, возрастные изменения выражены резче и простираются дальше, нежели у рас с небольшими рогами. В особенности это относится к конфигурации лобной и затылочной области и срастанию черепных швов. У баранов с небольшими рогами череп, даже у вполне взрослых зверей, сохраняет относительно бо̀льшую округлость очертаний лобной и затылочной области. Перегиб лобной кости выражен у них слабее и зароговая часть более пологая. Наоборот, у форм с тяжелыми и крупными рогами перегиб очень силен и зароговая часть черепа весьма крута (рис. 7 и 8). При сравнении конфигураций черепа на сагиттальном разрезе это весьма резко выражено. Вместе с тем у них происходит и более полное срастание швов. Оно идет не только дальше, чем у баранов с небольшими рогами, но и наступает значительно раньше. Уже у пятилетних зверей из Тянь-Шаня наблюдается полная облитерация шва между носовыми и лобными костями, что среди баранов Копет-Дага, имеющих рога средних размеров, можно обычно констатировать лишь у особей старше семи лет. У баранов Памира и Алтая, рога которых отличаются особой мощностью, срастание швов исключительно сильно: все кости черепа сливаются друг с другом настолько полно, что последний представляется единым монолитным образованием, где различить границы между отдельными костями почти совершенно невозможно. Характерно, что подобное явление имеет место уже у особей пяти-шестилетнего возраста, тогда как у форм с небольшими рогами его нельзя бывает обнаружить даже у зверей очень старых. Причина столь сильной облитерации заключается, повидимому, именно в мощном развитии рогов, достигающих, как отмечалось выше, у некоторых рас баранов огромных размеров. Естественно, что столь массивное образование нуждается в весьма прочном фундаменте и осуществление этой задачи происходит не толь-

ко за счет увеличения общих размеров черепа, но и за счет увеличения крепости его, путем весьма полного срастания черепных швов. Совершенно понятно поэтому, что у комолых самок, например, швы черепа остаются прекрасно заметными даже у старых зверей.

Выше мы уже указали, что структурные соотношения между черепами взрослых особей «муфлонов» и «аргали» вполне аналогичны таковым между черепами молодого и взрослого «аргали». Череп этого последнего представляет как бы дальнейшую фазу возрастного развития черепа «муфлона», отличаясь от него чертами ярко выраженного гиперморфизма (рис. 9).

Существенно, что черепа новорожденных зверей, принадлежащих различным краниологическим типам, чрезвычайно сходны между собой, если не считать общих размеров. Те резко заметные различия, которые имеют место в строении черепа у названных типов, появляются уже в процессе постэмбрионального развития и, постепенно нарастая, достигают максимума у взрослых зверей. Каковы же те причины, которые обусловливают гиперморфный характер черепа типа «аргали» по отношению к черепу типа «муфлона»? Напомним, что одно из основных различий между двумя этими краниологическими типами заключается в свойственных «аргали» очень мощных рогах и соответствующих им мощных костных стержнях последних, достигающих 50 см в обхвате у основания. Однако сама по себе абсолютно большая величина рогов и костных стержней их еще ничего не объясняет, ибо формы баранов, имеющие крупные рога, имеют и череп более крупных размеров. Если увеличение рогов происходит пропорционально увеличению размеров черепа, то это не объясняет причин, обусловливающих его гиперморфное развитие у «аргали». Решение этого интересного вопроса может быть достигнуто лишь изучением соотносительных размеров черепа и рогов у форм, принадлежащих к различным краниологическим типам. Для этой цели сравним относительные размеры объема четырех годовых сегментов рогов (второго, третьего, четвертого и пятого), вычислив, какая нагрузка приходится на 1 мм общей длины черепа у различных форм. Это дает в высшей степени наглядный коэффициент, приводимый нами в табл. 4.

Таблица 4

Относительные размеры рогов у различных рас вида O. ammon

	Краниологический тип	Объем (в $см^3$)
O. a. ophion	«Муфлон»	0,9
O. a. laristanica	»	1,2
O. a. urmiana	»	1,7
O. a. musimon	»	1,9
O. a. bochariensis	»	2,2
O. a. orientalis	»	2,4
O. a. gmelini	»	2,5
O. a. arcal	Промежуточный	3,0
O. a. cycloceros	»	3,3
O. a. nigrimontana	»	4,3
O. a. karelini	«Аргали»	5,5
O. a collium	»	5,5
O. a. poli	»	6,5
O. a. ammon	»	7,0

Приведенные цифры ясно показывают, что между различными формами диких баранов и типами черепа существуют не только абсолютные, но и очень глубокие относительные различия в размерах рогов. Достаточно сравнить, например, коэффициенты, иллюстрирующие это

обстоятельство у баранов о. Кипра (O. a. ophion) и баранов Алтая (O. a. ammon), чтобы убедиться в этом со всей очевидностью. Рога относительно слабо развиты у всех географических рас диких баранов, имеющих краниологический тип «муфлона» в наиболее ярком его выражении, например у O. a. ophion, O. a. laristanica, O. a. urmiana. Значительно больше они у баранов Туркмено-Хоросанских гор и Усть-Урта, которые заметно уклоняются от структурного типа «муфлона» и носят промежуточный характер между этим последним и типом «аргали». Характерно, что бараны западного Тянь-Шаня (O. a. nigrimontana), отличающиеся сравнительно слабым развитием структурных черт типа «аргали» и могущие быть отнесенными к промежуточному типу, имеют среди аргалоидных баранов наименее мощные рога. Таким образом налицо несомненная связь между размерами рогов и краниологическим типом: череп типа «муфлона» имеется у рас, коим свойственны относительно небольшие рога, тогда как тип «аргали» характерен для рас с рогами весьма крупных размеров. Расы с рогами средних размеров по краниологической структуре занимают промежуточное положение между типами «муфлона» и «аргали».

Естественно, конечно, что чем сильнее относительно развиты рога, тем большее влияние они должны оказывать на строение и конфигурацию черепа, тем далее должен отклониться череп от исходного своего первоначального типа. Именно это явление мы и наблюдаем у баранов с краниологическим типом «аргали», череп которых, в сравнении с черепом типа «муфлона», носит черты гиперморфизма, тем более сильно выраженные, чем больше относительные размеры рогов. Основания костных стержней рогов у аргалоидных баранов увеличиваются в размерах очень сильно и занимают почти всю поверхность лобных костей. Эти последние разрастаются в вертикальном направлении, сильно утолщаются и образуют резкий перегиб в области основания костных стержней рогов. Мощным развитием последних объясняется, несомненно, и наблюдающаяся у краниологического типа «аргали» более сильная облитерация черепных швов. Думается, что и такие черты, как удлинение межчелюстных костей, сильно внедряющихся между носовыми и верхними челюстными костями, и развитие вставочных косточек в той же области, способствующих слиянию костей морды в один монолитный комплекс, могут быть объяснены теми же причинами. И в срастании швов и в указанных деталях краниологической структуры очевидна одна и та же тенденция образования прочного фундамента для рогов путем слияния отдельных элементов черепа в одно целое.

Все сказанное выше, как нам кажется, довольно ясно показывает развитие характерных особенностей строения лобной и затылочной области у черепов типа «аргали», коррелятивно связанных с увеличением размеров рогов. Однако в числе особенностей этого краниологического типа есть и некоторые другие, которые трудно поставить в непосредственную связь с прямым воздействием рогов. Мы имеем в виду бóльшую относительную длину, ширину и высоту морды, бóльшие размеры переднего носового отверстия и fossa mesopterygoidea. На сагиттальных разрезах черепа ясно заметно, впрочем, что у краниологического типа «аргали» гораздо сильнее развита и внутренняя носовая полость, и не обонятельная область ее, а именно дыхательная. Благодаря этому обстоятельству, вместе с увеличением размеров переднего носового отверстия и fossa mesopterygoidea, черепа рассматриваемого типа имеют более широкий дыхательный канал. Весьма возможно, что эта особенность имеет адаптивный характер, поскольку звери с относительно тяжелыми рогами при движении своем, у баранов нередко очень стремительном, могут нуждаться и в более интенсивном дыхании, облегчающемся шириной начального отдела дыхательного пути.

Таким образом все основные различия, наблюдающиеся между краниологическими типами «муфлона» и «аргали», не представляют собой

чего-либо качественно особого, но есть в сущности лишь количественные градиенты одних и тех же особенностей черепа. Они выражают изменения частей организма в пределах общего плана строения данной группы животных. С этой точки зрения череп «аргали» представляет собой усложненный и специализированный череп «муфлона», приспособленный к абсолютно и относительно весьма тяжелым рогам.

В заключение следует отметить, что наблюдающееся в краниологическом типе «аргали» сдвигание костных стержней рогов и высшей точки лба кзади, а следовательно, и перемещение назад центра тяжести черепа, вместе с более сильным развитием затылочных мыщелков, указывают на существование у этих черепов несколько иных соотношений с остальным скелетом, в особенности с шейным отделом позвоночника. К сожалению, в нашем распоряжении не было материала, который бы позволил изучить этот интересный вопрос.

Выводы

1. Рост рогов в течение жизни животного происходит неравномерно.

2. Рост рогов в длину происходит, как правило, наиболее энергично на втором году жизни и прогрессивно замедляется в последующие.

3. Бараны северо-восточной Сибири (O. canadensis Shaw.) отличаются от остальных баранов Евразии весьма слабым развитием первого годового сегмента, поздним кульминационным периодом роста рогов по объему, приходящимся на четвертый, пятый и шестой годы жизни, и сохранением значительной интенсивности роста в последующие.

4. Многочисленные географические расы вида O. ammon L. несколько отличаются друг от друга по характеру роста рогов, что находится в связи с размерами последних: у баранов, которым свойственны рога крупных размеров, кульминационный период роста рогов по объему приходится на третий, четвертый и пятый годы жизни, т. е. наступает на год позднее, чем у баранов с рогами небольших размеров. Последующее сокращение роста происходит у баранов с крупными рогами заметно медленнее, чем у баранов с рогами мелких размеров.

5. Различия в размерах рогов между расами вида O. ammon L. минимальны в первые годы жизни и прогрессивно возрастают в последующие.

6. У баранов вида O. ammon L. можно различить два основных краниологических типа — «муфлона» и «аргали».

7. Каждый из этих краниологических типов характеризует определенную группу рас. Вместе с тем они отнюдь не представляют собой морфологически обособленных систем, будучи связаны между собой многочисленными и географически последовательными переходами.

8. Структурные различия между краниологическими типами «муфлона» и «аргали» носят коррелятивный характер, будучи обусловлены не только абсолютным, но и относительно гораздо более сильным развитием рогов у аргалоидных баранов.

9. Череп «аргали» представляет собой усложненный и специализированный череп «муфлона», приспособленный к абсолютно и относительно весьма тяжелым рогам.

Литература

1. Насонов Н. В., Географическое распространение диких баранов Старого Света, 1923.— 2. Северцов Н. А., Вертикальное и горизонтальное распространение туркестанских животных, 1873.— 3. Цалкин В. И., Дикие бараны Восточного полушария (рукопись), дисс. на соиск. учен. степ. д-ра биол. наук.—4. Lydekker R., Wild oxen, sheep and goats, 1898.—5. Lydekker R., Catalogue of ungulate mammals in the British Museum, 1913.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 5

МЕТОДИКА ИЗМЕРЕНИЯ СКОРОСТИ ДВИЖЕНИЯ ПАРАМЕЦИЙ

В. Я. АЛЕКСАНДРОВ

Центральный рентгенологический, радиологический и раковый институт
(дир.— проф. М. И. Неменов)

Инфузории, и в частности Paramaecium, весьма широко используются в качестве объекта исследования при решении самых разнообразных вопросов биологии. Очень часто изучается влияние на инфузорий различных физических и химических агентов. При этом обычно возникает необходимость судить об изменениях состояния инфузорий, подвергшихся тому или иному воздействию. В качестве показателей состояния жизнедеятельности авторы избирают различные функции: темп деления, работу пульсирующих вакуолей, скорость формирования пищеварительных вакуолей, скорость движения инфузорий и т. д.

Темп деления дает возможность судить о состоянии клетки лишь в пределах относительно больших интервалов времени. Для регистрации работы пульсирующих вакуолей, а при повторных наблюдениях над особью и для учета формирования пищеварительных вакуолей, требуется иммобилизация инфузорий. Это значительно затрудняет и ограничивает использование двух указанных физиологических показателей. Хорошим критерием функционального состояния могла бы быть подвижность. Однако до последнего времени не имелось удовлетворительных методов определения скорости движения этих инфузорий. Так, например, для количественного определения скорости движения у Paramaecium Нагаи (1907) предложил использовать гальванотаксис. Помещая инфузорий в камеру с неполяризующимися электродами на противоположных концах, автор заставлял их двигаться приблизительно прямолинейно. Регистрируя время и определяя длину пути по шкале из миллиметровой бумаги, автор определял быстроту движения инфузорий. Существенным недостатком метода Нагаи является то, что, измеряя скорость движения при различных воздействиях, трудно решить, зависит ли полученный результат от изменения самой подвижности или от влияния агента на гальванотаксис.

Более простой метод применен в работе Андреевой [1]. Эта исследовательница помещала инфузорий в каплю на предметном стекле и подкладывала под него бумагу с миллиметровой сеткой. Подсчитывая под лупой количество квадратиков, пройденных инфузорией за определенный срок, Андреева определяла скорость передвижения. Учитывая кривизну пути инфузории, плавающей в капле, трудно признать этот метод сколько-нибудь точным. Некоторые изменения, внесенные автором в следующей работе [2], вряд ли существенно улучшили методику.

Хейфец [5] также измерял скорость движения с помощью миллиметровой бумаги; инфузории при этом помещались или в каплю на предметном стекле, или в стеклянный капилляр.

Мне удалось выработать метод, который удобнее и точнее изложенных выше. Для измерения скорости движения инфузории помещались на предметное стекло с неглубокой лункой, куда наливалась среда,

используемая для их культивирования, лишенная каких бы то ни было оформленных частиц. Диаметр лунки стекла равнялся 14 мм, и она целиком помещалась в поле зрения восьмикратного увеличения бинокулярной лупы. Стекло тщательно вымывалось и обезжиривалось с тем, чтобы помещенная капля получалась бы возможно более плоской. Капле с помощью стеклянной палочки придавалась форма правильного круга. В соответствии с данными Дембовского [3], через 2—3 минуты после помещения инфузорий в каплю среды движения их становились равномерными. Как показал Дембовский, форма пути инфузорий в малых каплях зависит от контуров капли. В нашем случае, когда капли были округлы, инфузории преимущественно плавали по кругу, недалеко от периферии капли, однако иногда пути их бывали менее правильными. Для определения скорости движения на один тубус бинокуляра надевался зеркальный рисовальный аппарат и в течение некоторого времени, засекаемого секундомером, зарисовывался путь движения инфузории. Так как при падающем свете инфузория имела вид белой точки, то рисунок делался на черной бумаге красным карандашом. При небольшом навыке легко было в течение всей зарисовки не упускать инфузорию от проекции красного кончика карандаша и благодаря этому получать весьма точное изображение ее пути. На рисунке приведена



Рис. 1

одна из таких зарисовок пути движения нормальной инфузории. Траектории движения инфузорий, поврежденных различными агентами (нагревание, этиловый спирт), обычно гораздо менее правильны. Отношение зарисованного пути к реально пройденному инфузорией в моем случае равнялось 9 : 1. Зарисовка велась на уровне рабочего стола. Длина зарисованного пути независимо от сложности его изгибов с большой легкостью определяется обычным курвиметром. Зная по секундомеру время, за которое пройден путь, и высчитав длину пути с учетом увеличения его при проекции, мы определяем количество миллиметров, пройденных за секунду. Так как глубина капли мала, то отклонения инфузорий от плоскости проекции пути не могут быть сколько-нибудь существенными. Поэтому вполне можно игнорировать некоторую заниженность полученных цифр; опыт показал, что для получения достоверных цифр достаточно зарисовать путь, пройденный за $^1/_2$—1 минуту. Из описания вытекает, что этот метод не связан с риском повреждения инфузории и поэтому может быть использован для многократных измерений одного и того же индивидуума.

Для того чтобы оценить точность предлагаемого метода нужно выяснить, насколько близки цифры, получающиеся при повторных измерениях скорости движения у одной и той же особи. Для оценки скорости движения, как функционального критерия, необходимо опреде-

лить, каковы вариации скорости у различных особей. Можно было ожидать, что при работе на одном клоне основным источником этих вариаций окажется разница в сроке, прошедшем после деления особи. Данные, отвечающие на эти вопросы, помещены в табл. 1.

Таблица 1

Возраст инфузорий (срок после деления)	№ особи	Скорость движения в мм/сек	Средняя скорость для особи	Средняя скорость для особей данного возраста
5 минут . . .	1	2,06—2,11	2,09	2,09
1 час	2	1,99—2,04	2,02	2,15
»	3	2,01—2,10	2,05	
»	4	2,11—2,20	2,16	
»	5	2,20—2,22	2,21	
»	6	2,20—2,23	2,22	
»	7	2,22—2,28	2,25	
3 часа	8	2,27—2,27	2,27	2,33
»	9	2,29—2,32	2,31	
»	10	2,29—2,33	2,31	
»	11	2,30—2,34	2,32	
»	12	2,34—2,38	2,36	
»	13	2,38—2,39	2,39	
7 часов . . .	14	2,04—2,09	2,07	2,19
» . . .	15	2,13—2,17	2,15	
» . . .	16	2,15—2,92	2,19	
» . . .	17	2,14—2,28	2,21	
» . . .	18	2,23—2,24	2,24	
» . . .	19	2,22—2,28	2,25	
10 часов . . .	20	2,15—2,17	2,16	2,24
» . . .	21	2,18—2,19	2,19	
» . . .	22	2,21—2,28	2,25	
» . . .	23	2,24—2.31	2,28	
» . . .	24	2,34—2,36	2,35	
» . . .	25	2,37—2,42	2,40	
Средняя скорость движения				2,23

Из третьей графы, где приведены по два измерения для каждой особи, мы видим, что разница между повторными измерениями в редких случаях доходит до 5—6%; в подавляющем большинстве случаев она еще меньше. Как показывает четвертая графа, отклонения от средней величины скорости для 25 инфузорий (2,23 мм/сек.) у отдельных экземпляров не превышают 10%, несмотря на крайние возрастные различия. 10-часовой возраст является предельным, так как к этому времени инфузории вступают в следующее деление. Из пятой графы табл. 1 видно, что возрастные различия в скорости движения незначительны и не совсем определенны. Как показали многочисленные измерения, единственно бесспорным нужно признать некоторое снижение подвижности в первые минуты после разделения инфузорий.

В табл. 2 показаны средние величины скорости движения у одного из клонов Paramaecium, измеренные в различные периоды его жизни. Из этих цифр, так же, как из цифр предыдущей таблицы, с ясностью вытекает, что скорость движения инфузорий при постоянных условиях культивирования оказывается весьма константным признаком[1].

[1] Инфузории культивировались в термостате при 22° в среде Лозина-Лозинского. Корм: дрожжи Saccharomyces ellipsoides, бактерии Achromobacter nitrovorum и Achromobacter candicans.

Таблица 2

Время измерения	Количество измеренных инфузорий	Средняя скорость движения в мм/сек
Сентябрь 1937 г.	18	2,29
Октябрь » »	25	2,24
Ноябрь » »	12	2,23
Декабрь » »	11	2,24
Январь 1938 г.	6	2,16
Март » »	3	2,29
Апрель » »	4	2,29

При изучении влияния различных физических и химических агентов на Paramaecium я мог убедиться в том, что функция движения весьма чувствительна и что она тонко реагирует на часто совсем незначительные отклонения состояния инфузорий от нормы.

Литература

1. Андреева, Kolloid. Ztschr., 51, 3, 1930.— 2. Андреева, Arch. f. Protistenk., 73, 346, 1931.— 3. Дембовский (Dembowski I.), Arch. f. Protistenk., 47, 25, 1923.— 4. Лозина-Лозинский Л. К., Изв. Науч. ин-та им. П. Ф. Лесгафта, 15, 9, 1929.— 5. Хейфец (Chejfec M.), Arch. Biol. Exper., 9, 69, 1935.

СОДЕРЖАНИЕ

От Центрального Комитета Всесоюзной Коммунистической партии (большевиков) и Совета Министров Союза ССР . 385
Андрей Александрович Жданов 386
Президиум Академии Наук СССР. Центральному Комитету Всесоюзной Коммунистической партии (большевиков) . . 388
С. Вавилов. Друг науки 388

Н. Н. Колесник. Правило Бергмана в географическом изменении домашних животных 389
А. Г. Родина. Растворенные органические вещества в питании Cladocera 403
З. Г. Паленичко. Особенности биологии беломорской мидии 411
Ф. Д. Мордухай-Болтовской. Распределение бентоса в дельте Днепра 421
А. С. Космачевский. Влияние сумеречной освещенности на поведение некоторых животных 435
С. С. Шварц. О специфической роли амфибий в лесных биоценозах в связи с вопросом об оценке животных с точки зрения их значения для человека 441
В. И. Цалкин. О росте рогов и строении черепа у диких баранов 445
В. Я. Александров. Методика измерения скорости движения парамеций 461

Библиотекам, учреждениям и научным работникам, изъявившим желание абонироваться на книги, издаваемые Академией Наук СССР, высылаются „тематические заявки" для оформления абонемента.

Книги высылаются наложенным платежом.

За пользование абонементом плата не взимается.

Заявления об открытии абонемента адресовать:
Москва, Б. Черкасский. 2, К-ра „Академкнига"

Редактор академик *Е. Н. Павловский*

Подп. к печ. 11/X 1948 г. А-08876 Печ. л. 5+1 вклейка
Уч.-изд. л. 8 Зак. 1305 Тираж 3000 экз.

2-я тип. Издательства Академии Наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10.

Цена 9 руб.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии. Статьи по фаунистике и посвященные описанию новых форм принимаются лишь в исключительных случаях, в зависимости от их ценности и новизны.

2. Статьи не должны превышать 1 авт. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки и список цитированной литературы).

3. Детально история вопроса излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

4. Изложение желательно вести по следующим пунтам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.— 5. Выводы, в виде сжато изложенных параграфов.— 6. Список литературы.

5. Рукописи должны быть переписаны на машинке на одной стороне листа. Страницы должны быть перенумерованы. В заголовке статьи следует указать, откуда она исходит. Должны быть приложены точный адрес и имя и отчество автора.

6. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке, или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.

7. Никакие сокращения слов, имен, названий, как правило, не допускаются. Допускаются лишь общепринятые сокращения — мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п.

8. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Каждая таблица должна иметь свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.

9. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должны быть обозначены: автор, название статьи и номер рисунка.

10. Иллюстрации (рисунки, диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фотоконтрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов.)

11. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть даны на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

12. Первое упоминание в тексте и таблицах названия вида животного приводится по-русски и по-латински. Например: водяной ослик (*Asellus aquaticus* L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, в противном случае —первая буква рода и видовое название по-латински. Например: *A. mellifera* или *A. m. ligustica* (для подвидов).

13. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов [15] или Браун (Brown [10]). При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется только по-русски.

14. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке алфавита (должны быть указаны: фамилия автора, инициалы, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, издательство или место издания, год).

15. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

16. Корректура по причинам, не зависящим от редакции, автору не предоставляется. Поэтому текст присылаемой рукописи является окончательным и должен быть тщательно приготовлен, выверен и исправлен. Вместо корректуры автору высылаются контрольные гранки. Никакие изменения текста гранок (за исключением восстановления пропущенного набора текста) не могут быть использованы.

17. Авторам предоставляется 50 оттисков их статей бесплатно.